

# CRYPTOGAMIE

## ALGOLOGIE

TOME 1 Fascicule 2. 1980



LABORATOIRE DE CRYPTOLOGIE  
MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE  
12 RUE DE BUFFON, 75005 PARIS



## COMITÉ DE LECTURE

F. ARDRÉ (Paris), Ed. BOUREAU (Paris), M. CHADEFAUD (Paris), F. GASSE (Paris),  
P. GAYRAL (Caen), J.M. JONES (Isle of Man), M.T. L'HARDY (Le Mans), J.W.G. LUND  
(Ambleside), F. MAGNE (Paris), D. MOLLENHAUER (Frankfurt/Main), G.W. PRESCOTT  
(Wyoming), C.W. REIMER (Philadelphie), J. SEOANE-CAMBA (Barcelone),  
A. SOURNIA (Paris), J.A. WEST (Berkeley)

## ABONNEMENTS A CRYPTOLOGIE - ALGOLOGIE

Tome I, 1980

France. . . . . 160 F  
Étranger. . . . . 190 F

### Règlement :

- par virement postal à l'ordre de *Cryptogamie - Revue Algologique*,
- par chèque bancaire établi au même ordre.

adressé à :

Cryptogamie - Algologie  
12, rue de Buffon, 75005 Paris  
C.C.P. : Paris 14 522 31 T

Copyright © 1980. *Cryptogamie Algologie*  
Éditeur A.D.A.C.

83 6 103A

# CRYPTOGAMIE

## ALGOLOGIE

TOME 1 Fascicule 2. 1980

Anciennement REVUE ALGOLOGIQUE

Fondée en 1922 par P. ALLORGE et G. HAMEL

Directeur : P. BOURRELLY

Rédacteur : M. RICARD

### SOMMAIRE

M.S. BALAKRISHNAN and B.B. CHAUGULE. — Cytology and life history of <i>Batrachospermum mahabaleshwariensis</i> Balakrishnan et Chaugule .....	83
M.H.M. ABDEL RAHMAN. — La morphologie et le cycle de développement de l' <i>Acrochaetium subtilissimum</i> (Rhodophycées, Acrochaetiales).	99
F. ARDRÉ. — Observations sur le cycle de développement du <i>Schizymenia dubyi</i> (Rhodophycée, Gigartinale) en culture, et remarques sur certains genres de Némastomacées .....	111
Y. BERGER-PERROT. — Trois nouvelles espèces d' <i>Urospora</i> à cellules uninucléées sur les côtes de Bretagne .....	141
P. BOURRELLY et A. COUTÉ. — Trois Dinophycées d'eau douce observées en microscopie à balayage .....	161
OUVRAGES REÇUS POUR ANALYSE .....	171



# CRYPTOGAMIE

## ALGOLOGIE

Tome I, Fasc. 2, 1980

## CONTENTS

M.S. BALAKRISHNAN and B.B. CHAUGULE. — Cytology and life history of <i>Batrachospermum mahabaleshwarensis</i> Balakrishnan et Chaugule . . . . .	83
M.H.M. ABDEL RAHMAN. — Morphology and life history of <i>Acrochaetium subtilissimum</i> (Rhodophyta, Acrochaetiales) . . . . .	99
F. ARDRÉ. — Observations on the life history of <i>Schizymenia dubyi</i> (Rhodophyta, Nemastomaceae) in culture, and remarks on some genera of Nemastomaceae. . . . .	111
Y. BERGER-PERROT. — Three new species of uninucleate <i>Urospora</i> on the Brittany coast . . . . .	141
P. BOURRELLY and A. COUTÉ. — Three freshwater Dinophyceae observed with S.E.M. . . . .	161
BOOKS REVIEW . . . . .	171

**CYTOLOGY AND LIFE HISTORY**  
**OF *BATRACHOSPERMUM MAHABALESHWARENSIS***  
**BALAKRISHNAN et CHAUGULE**

M.S. BALAKRISHNAN and B.B. CHAUGULE\*

**ABSTRACT.** — The paper presents an account of the cytology and life history of *Batrachospermum mahabaleshwarensis* from Maharashtra, India. This species belongs to the section «*contorta*»; it appears similar to *B. globosporum* Israelson (section «*Turficola*») in vegetative characters but differs in its spirally twisted carpogonial branch. The gametophytic chromosome number was determined as  $n = 7$ . Cytological evidence shows that meiosis does not occur in the fertilized carpogonium and that the carposporophyte is diploid ( $2n = 14$ ). It has been shown that the *Pseudochantransia* plants produced by carpospore germination are also diploid. Apical cells of these plants undergo meiosis and differentiate into gametophytes; we interpret these as meiosporangia. Stages in the reduction division preceding the formation of the gametophytic cladome have been critically studied. The two steps in meiosis are characterised by an unequal cytokinesis with subsequent degeneration of the smaller cell, so that finally only one meiospore, accompanied by a pair of elimination cells, remains. The meiospore develops in situ, attached to the *Pseudochantransia* and becomes the *Batrachospermum* plant. Thus, *Batrachospermum* also has a triphasic life history with all three phases forming a composite entity (a chimera) as has been demonstrated by MAGNE for the Lemnaceae.

The genus *Batrachospermum* is one of the most common of the fresh water red algae with worldwide distribution and it is a basic type included in all curricula. Till recently text book accounts treated this as a typical illustration of the so called «haplobiontic» types with reduction division immediately following fertilization apparently based on the classical accounts of KYLIN (1912, 1917).

\* Department of Botany, University of Poona, Pune -411007, India.

*Cryptogamie : Algologie*, 1980, I, 2: 83-97.

MAGNE (1967 a, b) has convincingly disproved this old idea of zygotic meiosis in the Nemalionales (1) and shown that all florideophyceae have diploid carposporophytes. It has also been shown by several workers that for a number of Nemalionales the life history is triphasic and consists of a sequence of gametangial, carposporangial and tetrasporangial phases, all the three of which are morphologically dissimilar, and with the carposporangial phase developing on the same gametangial phase (see: DIXON 1973, as also BOLD and WYNNE 1978, for full citations of literature in this regard).

However, those Nemalionales in which the gametophyte appears to develop directly as a bud from progametophyte (e. g. *Batrachospermum*, *Lemanea*) still remained a problem till MAGNE (1960, 1967 a, b) demonstrated that in *Lemanea* the *Pseudochantransia* phase is diploid and that reduction division took place in the apical cells of this phase differentiating into the gametophytic *Lemanea* plants. Though he did not actually investigate any species of *Batrachospermum*, MAGNE suggested that development of the gametophyte of *Batrachospermum* could be very similar to what he found in *Lemanea* (see also, FELDMANN, 1978, p. 182). This assumption was based on an intuitive interpretation of SIRODOT's figure of *Batrachospermum crouanianum* (SIRODOT, 1884, pl. 25, fig. 5) which showed two small appendages looking very much like the «cellules éliminatrices» of *Lemanea*. HURDELBRINK and SCHWANTES (1972) showed by Feulgen cytophotometry in an unidentified species of *Batrachospermum* that the nuclei of the cladomes contain half the amount of DNA than those of their *Pseudochantransia* and EIKHORST - HURDELBRINK (1973) illustrated transitional stages in *Pseudochantransia* supposedly meiotic and similar to those of *Lemanea*. The text book by CHAPMAN and CHAPMAN (1973) is the only one that has incorporated these findings and given the correct position as regards the nuclear cycle and life history of *Batrachospermum* (but unfortunately these authors do not cite any references to support this statement). Recently STOSCH and THEIL (1979) have demonstrated production of *Batrachospermum* cladomes directly from the prostrate system of *Pseudochantransia* with formation of «polar bodies» in a manner similar to that in *Lemanea*. It is to be pointed out, however, that so far there is no critical account of the cytological events in *Batrachospermum* similar to what MAGNE has demonstrated for *Lemanea*.

The genus *Batrachospermum* is of common occurrence in Maharashtra and it was felt desirable to undertake a critical study which would furnish the needed cytological proof and help in revising text book accounts of this basic type.

Among the species of *Batrachospermum* collected for study from various parts of Maharashtra (India) was one from Mahabaleshwar which appeared to

(1) The authors have followed FELDMANN (1976) in adopting this ordinal name. Many workers, however, (e. g. CHRISTENSEN, 1962; DIXON, 1973) consider «Nemaliales» to be the correct form.

be new to science (1). Study of early stages indicated that it was rather favourable material for elucidation of gametophyte development, the point at issue. The material was, therefore, brought to Poona and further studies were made in rough laboratory culture. The ensuing account presents the findings of a critical study undertaken with this as the objective.

### MATERIAL AND METHODS

The alga grows on rocks in shaded places of both temporary and permanent streams from July (the beginning of the «Monsoon» season) to February. The *Pseudochantrisia* plants resulting from carpospore germination are first observable in July. They grow rather fast and reach full development in about three weeks' time. From late July, the gametangial *Batrachospermum* phase with its characteristic morphology becomes apparent and by the first week of August fairly well developed gametophytes can be collected. By the end of August gametophytes attain full development and fructification can be observed. Peak development and fruiting is seen in September. By the middle of October the alga starts disappearing from most localities. However, at one locality (near Bombay point), well developed plants could be collected upto February and even March.

Collections were made on the following dates in 1972: 15/8/72; 29/8/72; 3/9/72; 19/9/72; 1/10/72; 15/10/72; 5/10/72; 19/10/72. From 1973 to 1977, collections were made at regular weekly intervals on Sundays starting on July 1st every year and ending in the latter half of October, coinciding with the end of the monsoon. Subsequent to October, collections were made at monthly intervals up to March.

All these collections were made from two localities in Mahabaleshwar: the Lingmala and Tiger Path Stream near Bombay point. Representative voucher material is preserved in the author's algal collections.

The material was also brought to Poona for further studies which were made with the aid of laboratory cultures. These studies were used to supplement field observations. Cytological studies to back up observations on developmental morphology were made with the help of whole mounts fixed in Acetic alcohol (1:3) and stained in acetocarmine (RAO, 1953) and Aceto-iron-haematoxylinchloral hydrate (WITTMANN, 1965).

### OBSERVATIONS AND DISCUSSION

The plants (gametophytes) (Fig. 1) are 2-6.5 cm high, highly mucilaginous and slight olive-green in colour. Ramification is rich and monopodial, the bran-

(1) While it shows some resemblance to *B. globosporum* Israelson (Section «*Turficolas*»), this species differs conspicuously in its twisted carpospore branch, which places it in the section «*Contorta*». Primarily, on the basis of this difference, it has been described as a new species by the authors in a separate paper (BALAKRISHNAN and CHAUGULE, 1980).

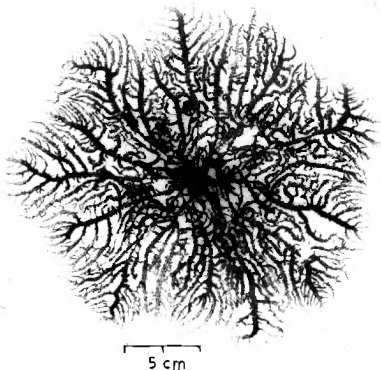


Fig. 1. — *Batrachospermum mahabaleshwarensis* Balakrishnan et Chaugule : general habit.

ches with gradually tapering apices. The axial cells are surmounted by a whorl of globular to ellipsoid basal cells from which arise clusters of determinate laterals (Fig. 2). In old plants the determinate laterals get aggregated into disc-shaped and conspicuous glomeruli. Cells of the primary determinate whorls are uninucleate and more or less uniform subcylindrical; the terminal cells, however, are ellipsoidal. Older portions are corticated, the cortical filaments ultimately enveloping the axial cells completely. Secondary determinate laterals are sparse and short (Fig. 3).

All cells are uninucleate and nuclear division follows the normal mitotic pattern. The small size of the nuclei ( $1-1.5\mu\text{m}$ ) as also of the chromosomes (fractions of a  $\mu\text{m}$ ) made critical study of mitosis rather difficult. However, it was possible to ascertain that the haploid gametophytic chromosome number was 7 (Fig. 15-20).

The plants are monoecious. Spermatangia are globular and produced on primary as well as secondary laterals (Fig. 4 et 5). Carpegonial branches always arise from the basal cell and are spirally twisted. The trichogyne is distinctly stalked, conical and compressed (Fig. 6).



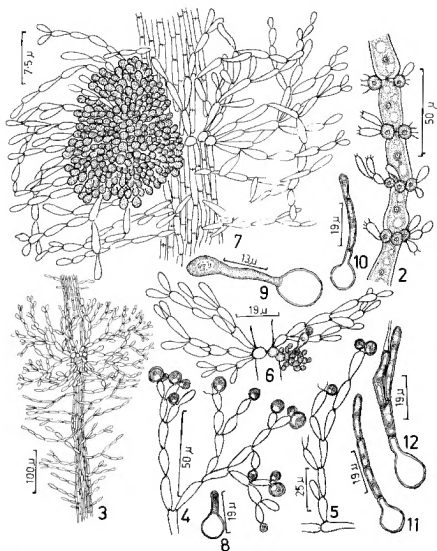


Fig. 2-12. — 2: Young portion of axis showing whorls of basal cells. 3: Portion of old gametophyte showing primary and secondary determinate laterals. 4: Spermatangia on a primary determinate lateral. 5: Spermatangia on a secondary determinate lateral. 6: Twisted carpogonial branch arising from a basal cell. 7: A «node» enlarged to show the primary laterals and axial carposporophyte. 8-12: Stages in carpospore germination.

Our observations on fertilization and carposporophyte development in this species are also in general agreement with those of previous workers. Simultaneously with the division of the zygote nucleus, a lateral protuberance is developed

from the carpogonium. One of the daughter nuclei moves into this protuberance (Fig. 13), which then gets cut off from the carpogonium by a wall and functions as a gonimoblast initial. The other daughter nucleus, which remains in the carpogonium, undergoes further divisions and thus a number of gonimoblast initials are produced (Fig. 14). By repeated divisions of these initials, a subglobose cluster of gonimoblast filaments is ultimately produced (Fig. 7). Cells of the gonimoblast filaments are short, uninucleate and with several plastids. Critical study of mitosis in the gonimoblast filaments clearly showed their diploid nature, revealing a chromosome number of 14 (Fig. 21-25).

The gonimoblast clusters (Fig. 7) are comparatively big, globular, single and inserted on the central axes. Carposporangia are formed terminally on the gonimoblast filaments. Carpospores are produced singly from each carposporangium. The carpospores do not appear to need a resting period prior to germination. Many of them could be observed germinating while still entangled among the determinate laterals of the glomerulus. About 18 hours after settling, a tubular prolongation (germ tube) is produced. The contents of the carpospore pass into the germ tube (Fig. 8) and the carpospore is then separated from the germ tube by a septum. The nucleus in the germ tube then divides mitotically (Fig. 9). One of the resultant daughter nuclei migrates to the tip of the germ tube and simultaneously the germ tube is partitioned by a cross wall (Fig. 10-12). Counts at this mitosis were possible and here the chromosome number was observed to be 14, the diploid number (Fig. 9, 29).

The *Pseudochantrasia* plants (Fig. 30) are heterotrichous, the filaments uniseriate and branched, with uninucleate cells. There is a well developed prostrate system consisting of closely adpressed radiating subdichotomous branches. The erect system consists of submonopodially branched uniseriate filaments. The apical cells of erect filaments are generally rounded and a number of them are provided with deciduous unicellular hairs (Fig. 39, 47). Lateral and spherical monosporangia, apparently serving for perpetuation of the *Pseudochantrasia* phase, are produced in considerable numbers (Fig. 50-52). After growth of approximately three weeks, terminal cells of erect branches start differentiating into gametophytes.

Critical study of mitosis in the *Pseudochantrasia* filaments was rather difficult because of the small size of nuclei ( $1.7-2.5\mu\text{m}$ ) and small chromosomes. However, it was possible to determine that the chromosome number was approximately  $2n = 14$  (Fig. 26-28), as in the germ tubes formed during the germination of carpospores in laboratory cultures (Fig. 29) and in the gonimoblast filaments (Fig. 21-25). This showed that the *Pseudochantrasia* phase is diploid, leading to the obvious inference that there has been no reduction division after fertilization. In other words, the carposporophyte is diploid; the carpospores produced by it are also diploid, and these on germination give rise to the diploid *Pseudochantrasia* phase.

Apical cells of the *Pseudochantrasia* filaments destined to develop into gametophytes enlarge, and become phialide-like (Fig. 31-33). The nucleus enlarges considerably (often reaching  $3.5-4\mu\text{m}$  in diameter) and the cytoplasm takes stain rather intensely. The apical cell then undergoes reduction division.

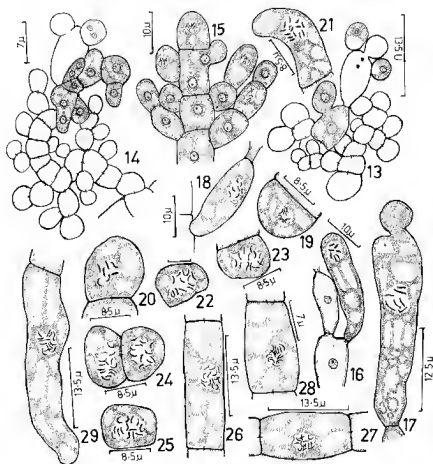


Fig. 13-29. — 13. Early post fertilization development showing formation of first gonimoblast initial, 14. Later stage in gonimoblast development. 15: Mitosis in the gametophyte: four of the cells with metaphase showing the haploid number ( $n = 7$ ) of chromosomes. 16-17: Cells of primary determinate laterals showing the haploid ( $n = 7$ ) chromosome number. 18. Mitosis in the basal cell of a secondary determinate lateral showing the haploid chromosome number of 7. 19-20: Mitosis in apical cells of the bracteae showing the haploid ( $n = 7$ ) chromosome number. 21-25: Mitosis in the gonimoblast filaments showing the diploid number ( $2n = 14$ ) of chromosomes. 26-28: Mitosis in cells of the tetrasporophyte (*Pseudochantranea*) showing the diploid chromosome number of 14. 29. Apical cell of germ filament produced by carpospore germination, showing the diploid chromosome number of  $2n = 14$ .

The earliest stage of Meiosis I seen was a late leptotene (Fig. 34) which was almost zygotene in that evidence of pairing could be faintly discerned at some

points. At pachytene (fig. 35) this was more evident and by this time the chromosomes had also shortened considerably. The single instance of diakinesis observed showed the seven gemini greatly condensed (Fig. 36) and remnants of the nucleolus could still be seen. We were unable to see metaphase I and other later stages of the heterotypic division despite intensive search. The next stage seen is shown in Fig. 37. At this stage, the end of the first (disjunctive) division, the upper daughter nucleus degenerates, becomes densely pycnotic and is finally extruded with a small bit of the cytoplasm as a first elimination cell (Fig. 37 left, Fig. 38, arrow). The lower surviving nucleus undergoes the second (homeotypic) division resulting in two daughter nuclei (Fig. 39), of which the upper one degenerates and gets pushed out along with some cytoplasm into a second elimination cell just below the first elimination cell (Fig. 40). This second elimination cell differs markedly from the first not only in the larger amount of cytoplasm included, but also in the nucleus not being so densely pycnotic, often remaining more or less like a normal interphasic nucleus in appearance. The two elimination cells, thus, form a very characteristic tandem. It is interesting to note that MAGNE's figures illustrating the comparable sequence of events occurring in the *Pseudochantransia* phase of *Lemanea nambilosa* (see: MAGNE, 1967 a, Fig. 4) also show this difference between the two elimination cells.

The residual portion, containing the surviving nucleus, enlarges and undergoes a mitotic division (Fig. 40-43) resulting in a diad of cells with the two elimination cells perched on top (Fig. 44). Clear and convincing evidence of reduction having been achieved during the preceeding divisions leading to the formation of elimination cells was also available during this division. Counts at metaphase of this mitosis showed the haploid number of  $n = 7$  (Fig. 40), in sharp contrast to the diploid number of  $2n = 14$  (Fig. 41 top) in the subtending cells of the *Pseudochantransia*. Of this diad, the lower cell remains more or less unaltered in size and later produces a sparse whorl of determinate laterals. The upper grows out, pushing the elimination cells aside; it then undergoes a series of divisions and develops into the gametophytic plant (Fig. 45-47). The products of this upper cell of the diad soon undergo considerable enlargement (Fig. 47) and develop dense whorls of laterals characteristic of the gametophytic phase whose verticillate organization offers a sharp contrast to the monopodial branching of the subtending *Pseudochantransia* filament (Fig. 48). The elimination cells remain clearly distinguishable throughout development because of their characteristic morphology and pycnotic nuclei (Fig. 37-49, arrows) (see also BALAKRISHNAN and CHAUGULE, 1975; STOSCH and THEIL, 1979).

As a study of figures 44-49 will show, the elimination cells are invariably situated on the *suprabasal* cell of the gametophyte i. e. the upper cell of the diad which undergoes divisions and develops into the gametophyte. No instance was observed where the elimination cells were present on the basal cell itself. This is so constant a feature that it appears to be of potential diagnostic value.

The observed cytological details of the division (zygotene, diakinesis) (Fig. 34-36) in apical cells of the upright «*Pseudochantransia*» filament show that this is indeed meiotic as suggested by MAGNE (1967b), HURDELBRINK

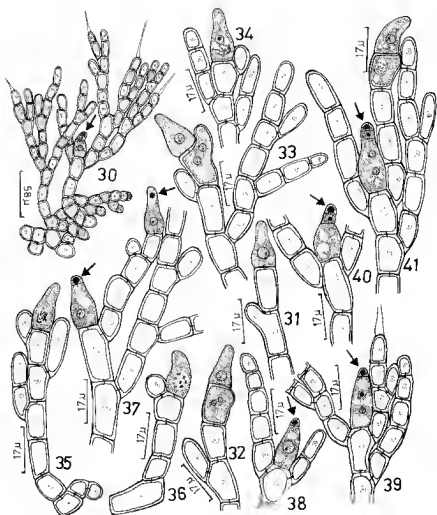


Fig. 30-41. 30: General habit of the terrasporophytic (*«Pseudochantransia»*) phase. Arrow indicates differentiation of a gametophyte. 31-33: Stage in the differentiation of the «phialede» tetrasporangium. 34: Zygotene of Meiosis I in the tetrasporangium. 35: Pachytene of Meiosis I in the tetrasporangium. 36: Diakinesis of Meiosis I in tetrasporangium. 37: End of Meiosis I (upper right, arrow) and formation of first elimination cell (lower left, arrow). 38: A slightly later stage. 39: Telophase of the second division. 40: Metaphase of the first division of the surviving spore prior to gametophyte initiation. Note the reduced chromosome number ( $n = 7$ ) and the two elimination cells on top (arrow). 41: A still later stage, showing the telophase of the same division. Note the diploid chromosome number ( $2n = 14$ ) in the dividing cell of the filament at the top.

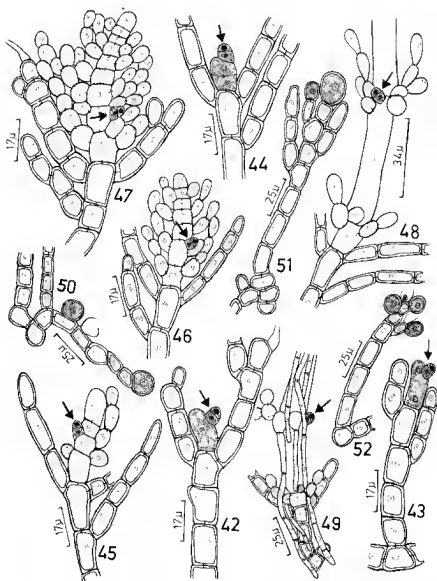


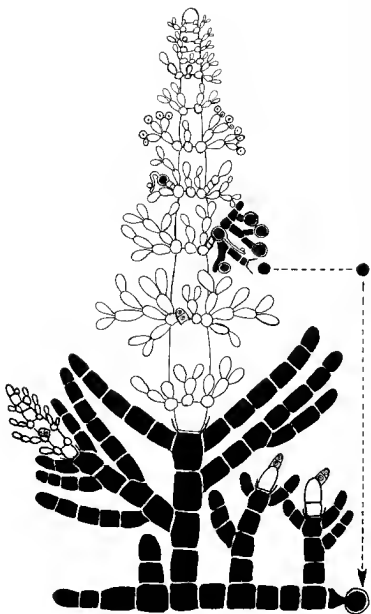
Fig. 42-52. — 42-43: Two stages in the division of the tetraspore initiating gametophyte formation. 44: Completion of the division resulting in a diad. 45-48: Stages in the differentiation and development of the gametophyte. 49: Rhizoidal development at the base of the young, differentiating gametophyte. 50: Monosporangia on a prostrate filament of the tetrasporophyte. 51-52: Monosporangia on the erect filaments of the tetrasporophyte. (In all the figures 42 to 49 the elimination cells are indicated by arrows).

and SCHWANTES (1972), EIKHORST-HURDELBRINK (1973) as also STOSCH and THEIL (1979) on indirect evidence. Moreover, chromosome counts in the cells of the cladomes (haploid,  $n = 7$ ), carposporophytes (diploid,  $2n = 14$ ) and the *Pseudochantransia* phases (diploid,  $2n = 14$ ) also provide confirmation of this. The present investigation, therefore, furnishes convincing support to MAGNE's assumption that elimination cells occur in *Batrachospermum* though it was based only on SIRODOT's figure.

While citing MAGNE, DIXON (1973, p. 197) says: «MAGNE (1967 a, b) has claimed that meiosis occurs in the apical cells of the upright filament which produce the gametangial phase. Three of the resulting four nuclei were discarded in small lateral protuberances with one continuing as the origin of the gametangial phase. If correct, this situation represents the first instance in the Rhodophyta of non-sporangial, somatic meiosis». He goes on further to say that the findings of HURDELBRINK and SCHWANTES (1972) «suggest that meiosis in an unidentified species of *Batrachospermum* occurs in a position equivalent to that suggested by MAGNE for *Lemanea*». Echoing DIXON, CHAPMAN and CHAPMAN (1973, p. 272) also say that in the *Pseudochantransia* phase «eventually an apical cell undergoes reduction division, three nuclei abort and the new haploid cell gives rise to a new adult *Batrachospermum* plant». Very recently, STOSCH and THEIL (1979) have reported a similar situation in two forms of *Batrachospermum* which lack a distinct *Pseudochantransia*, the cladomes developing directly from the prostrate crustose growth. But they figure only polar bodies (= the elimination cells of MAGNE) in these two taxa without giving cytological details. They have, however, indicated that in *B. arcuatum*, a species producing the *Pseudochantransia* phase, typically meiotic chromosome morphology has been observed, though they do not give any illustrations.

There are two points which appear to merit further discussion: 1) The implication that four haploid nuclei are produced, and that out of these, three are discarded in small lateral protuberances, the survivor continuing as the gametangial phase, and 2) the concept of non-sporangial or «somatic meiosis».

1) An examination of MAGNE's (1967 b) illustration (Fig. 1-4) clearly shows that only three nuclei are formed, not four. The first division gives rise to two nuclei out of which one (no doubt the equivalent of two haploid spore nuclei though single) degenerates; at the end of second division another out of the pair resulting is also eliminated so that in the process of meiosis two nuclei are extruded and one survives. The extruded nuclei go into the «elimination cells». Thus, though interpretatively the formation of four nuclei can be visualized, actually only three are formed. Two of these do not survive and are eliminated. The survivor (equivalent of one spore) produces the gametangial phase. Commenting on this, MAGNE (1969) himself had earlier said that meiosis, although permitting two successive divisions, of which the first has heterotypic characters, does not result in the production of four haploid cells, but of only one; the relict, after elimination, in two small lateral basal cells, of one of the daughter nuclei of each of the karyokinesis (see also: FELDMANN, 1978, p. 180). A somewhat similar sequence in meiosis has been reported during auxospore formation in some diatoms (GEITLER, 1927 a, b). Our own



53

Fig. 53. — Schematic representation of the complete *Batrachospermum* plant to bring out the telescoping of the three phases into a single composite entity. (Solid black indicates diploid constitution).



investigation also clearly shows a sequence exactly like what MAGNE has described for *Lemanea*. The statements of DIXON (1973) as well as CHAPMAN and CHAPMAN (1973) are, therefore, incorrect and have to be amended to fall in line with the correct description as given by MAGNE himself and more recently by STOSCH and THEIL (1979).

2) In his review of life cycles in the Rhodophyceae MAGNE (1972) has discussed instances of the continuity of the tetrasporophytic and gametangial phases which he visualizes as «the implantation of the gametophytes on the tetrasporophyte», citing known instances of «syntagmatic germination» of tetraspores in *Agardhiella tenera* (OSTERHOUT, 1896), *Anatheca montagnei* (BODARD, 1966), etc. MAGNE points out that if this behaviour, which is facultative in the genera mentioned, is established as a permanent feature of the life cycle, a type of development as seen in *Lemanea* (and *Batrachospermum*) can result. The authors are fully in concurrence with this view. In fact, they would go further and say what occurs in *Lemanea* and *Batrachospermum* is not «somatic» meiosis but sporangial meiosis. The «apical» cell of the «*Chantransia*» phase in which it takes place is not a vegetative cell, but a tetrasporangium, the legitimate seat of meiosis, which is undifferentiated and thus indistinguishable from other vegetative cells. Unlike a normal tetrasporangium undergoing successive or simultaneous partition into spores, the contents here remain undivided right up to the end of meiosis. At the end of the heterotypic division one daughter nucleus degenerates and at the end of the homeotypic division another. Similar instances are not unknown. A close parallel is perhaps provided by the «Cryptotetrad» or «Pseudomonad» pollen grains of the Cyperaceae. The extrusion of degenerating nuclei with bits of the protoplast as elimination cells has a rough parallel in the megasporogenesis of angiosperms. In *Lemanea* and *Batrachospermum*, as in the cases above mentioned, germination of spores resulting in the gametophyte is endosporangial and syntagmatic. Hence, the sporangial phase and the gametangial phase are in tandem. To quote MAGNE: «the gametophytic phase is implanted on the tetrasporophyte».

Thus, as in *Lemanea* (MAGNE, 1967 a, b) the Mahabaleshwar *Batrachospermum* also has a triphasic «*Polysiphonia* type» of life cycle, with a haploid gametophyte (the alga) alternating with a diploid carposporophyte and a diploid tetrasporophyte (The *Pseudochantransia*). Only, all these phases are telescoped into one another as a single composite entity (Fig. 53), or as STOSCH and THEIL (1979) have stated, the biont is a chimera composed of the diploid *Pseudochantransia* with the haploid gametophytic cladome «grafted on to it and after fertilization, the diploid carposporophyte grafted on to the cladome». (See also: BALAKRISHNAN, 1977, 1978).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Sincere thanks are due to Dr. J. A. WEST and Dr. F. MAGNE for critically going through the manuscript and offering valuable suggestions. The junior author is also thankful to Prof. S. B. DAVID for encouragement and facilities, and to the C.S.I.R. for financial assistance during the earlier part of this investigation.

## BIBLIOGRAPHY

- BALAKRISHNAN, M.S., 1977 — Some interesting developmental patterns in the algae. In: Recent Trends and Contracts between Cytogenetics, Embryology and Morphology (Ed. V. R. DNYANSAGAR et al.), pp. 407-415. Today and Tomorrows Publication, N. Delhi.
- BALAKRISHNAN, M.S., 1978 — Some recent trends and developments in Phycology. *Ind. J. Bot.* 1 (1 & 2): 41-55.
- BALAKRISHNAN, M.S. & CHAUGULE, B.B., 1975 — «Elimination Cells» in the *Batrachospermaceae*. *Curr. Sci.* 44, 436-437.
- BALAKRISHNAN, M.S. & CHAUGULE, B.B., 1980 — A taxonomical account of Indian *Batrachospermaceae*. *Proc. 2nd Int. Symp. Algal*, Madras, 1974. (In press).
- BODARD, M., 1966 — Sur le développement des tétrasporocystes d'*Anatheca montagnei* Schmitz (Solieriacées, Gigartinales). *Bull. I.F.A.N.* 28, Ser. A: 867-894.
- BOLD, H.C. & WYNNE, M.J., 1978 — Introduction to the Algae. Prentice-Hall, Inc. New Jersey: 706 p.
- CHAPMAN, V.J. & CHAPMAN, D.J., 1973 — The Algae. MacMillan Press Ltd.: 272.
- CHRISTENSEN, T., 1962 — Algae, in: Botanik, Vol 2 (ed. T.W. BOCHER et al.) Munksgaard Copenhagen.
- DIXON, P.S., 1973 — Biology of the Rhodophyta. Oliver & Boyd, Edinburgh: 197.
- EIKHORST-HURDELBRINK, L., 1973 — Untersuchungen über den Kernphasenwechsel und zur Entwicklung von *Batrachospermum*. Inaugural Dissertation, Gießen.
- FELDMANN, J., 1976 — Dixon, P.S., Biology of the Rhodophyta (Review) *Brit. Phycol. J.* 11: 202.
- FELDMANN, J., 1978 — Les Algues, in: Précis de Botanique, 2nd Ed. T. 1. (Végétaux inférieurs). Masson et Cie, Paris: 95-320.
- GEITLER, L., 1927 — «Somatische Teilung, Reduktionsteilung, Copulation und Parthenogenese bei *Cocconeis placentula*». *Arch. Protistenk.* 59: 506-549.
- HURDELBRINK, L.P. & SCHWANTES, H.O., 1972 — Sur le cycle de développement d'un *Batrachospermum*. *Soc. bot. Fr. Mémoires*: 269-274.
- ISRAELSON, G., 1942 — The freshwater Floridaceae of Sweden. *Symb. Bot. Upsal.* VI (1): 134 p.
- KYLIN, H., 1912 — Studien über die schwedischen Arten der Gattungen *Batrachospermum* Roth und *Smardotia*. *Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsalensis*, IV, 3, No 3.
- KYLIN, H., 1917 — Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Batrachospermum moniliforme*. *Ber. deutsch. bot. Ges.* 35: 155-164.
- MAGNE, F., 1960 — Sur le lieu de la méiose chez le *Bonnamia asparagoides* (Wood.) C. Ag. *C. R. Acad. Sci. Paris* 250: 2742-2744.
- MAGNE, F., 1967 a — Sur l'existence, chez les *Lemanea* (Rhodophycées, Némationales) d'un type de cycle de développement encore inconnu chez les Algues rouges. *Ibid.* 264 D: 2632-2633.
- MAGNE, F., 1967 b — Sur le déroulement et le lieu de la méiose chez les *Lemaneacées* (Rhodophycées, Némationales). *Ibid.* 265: 670-673.
- MAGNE, F., 1969 — Sur l'interprétation du cycle de quelques Rhodophycées. *Bull. Soc. phycol. France*: 13-14: 28-30.

- MAGNE, F., 1972 — Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. *Soc. bot. Fr. Mémoires* : 247-268.
- OSTERHOUT, W.J.V., 1896 — On the life history of *Rhabdonia tenera*. *Ann. Bot.* 10: 403-427.
- RAO, M.P., 1953 — Acetocarmine as a nuclear stain in Rhodophyceae. *Nature* 172, 1197.
- SIRODOT, S., 1884 — Les Batrachospermes. Organisation, Fonctions, Développement, Classification. Paris, 294 p.
- STOSCH, J.A. von & THEIL, G., 1979 — A new mode of life history in the freshwater red algal genus *Batrachospermum*. *Amer. J. Bot.* 66 (1): 105-107.
- WITTMANN, W., 1965 — Aceto-iron Hematoxyline Chloral hydrate for chromosome staining. *Stain Techn.* 40: 161-164.



# LA MORPHOLOGIE ET LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DE L'*ACROCHAETIUM SUBTILISSIMUM* (RHODOPHYCÉES, ACROCHAETIALES)

M.H.M. ABDEL RAHMAN \*

RÉSUMÉ. — Des germinations de carpospores et des fragments de thalle de gamétophyte d'*Acrochaetium subtilissimum* (Kützing) Hamel, prélevés dans la nature, cultivés en lumière naturelle et artificielle ont montré que le cycle de cette espèce est diplohaplophasique et trigénétique.

ABSTRACT. — Germlings from carpospores and fragments of the gametophyte thallus of *Acrochaetium subtilissimum* (Kützing) Hamel picked up from natural material and cultivated under natural and artificial light indicated that its life history is diplohaplophasic and trigenetic.

## INTRODUCTION

*Acrochaetium subtilissimum* (Kützing) Hamel est une espèce épiphyte à base endophyte vivant sur d'autres Floridées. Décrite par KÜTZING (1861) à partir de matériel envoyé de Brest par les frères CROUAN, cette espèce n'a été que rarement depuis rencontrée en France (voir HAMEL, 1928) mais en revanche, elle semble fréquente à Roscoff sur *Dudresnaya verticillata* (FELDMANN, 1954). Elle n'était, jusqu'à ce jour, connue que par des gamétophytes porteurs d'organes sexués, de carposporophytes et de monospores.

La mise en culture de cette espèce nous a permis de compléter son cycle de développement et de discuter sa morphologie.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

*Acrochaetium subtilissimum* a été récolté en août 1976 à Roscoff sur des individus de *Dudresnaya verticillata* (With.) Le Jolis dragués en baie de Morlaix. Il a été mis en culture à partir de spores et de boutures de ce matériel. Parmi les individus obtenus, l'un d'eux, provenant d'une carpospore, a été choisi pour

\* Laboratoire de Biologie végétale marine, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 7, quai Saint-Bernard, 75005 Paris.

*Cryptogamie: Algologie*, 1980, 1, 2: 99-110.

constituer l'origine du clone n° 223 du Laboratoire de Biologie Végétale Marine, tandis qu'un autre, issu d'une bouture constituée par un fragment végétatif de gamétophyte, a donné le clone n° 224<sup>1</sup>. Ces deux clones ont par la suite été entretenus et multipliés soit par bouturage soit par le moyen des monospores qu'ils produisent l'un et l'autre, dans les deux cas, on obtient des individus identiques pour un même clone et c'est à partir de tels individus que les cultures expérimentales ont été entreprises. Les échantillons de la nature, ainsi que les organismes en culture, ont été observés *in vivo* entre lame et lamelle. Les cultures ont été entretenues en eau de mer enrichie (milieu ES de PROVASOLI, 1968) dans des piluliers de verre de 10 ml à cape plastique. Le milieu de culture a été renouvelé deux fois par mois. Les récipients de culture ont été maintenus en enceintes à conditions contrôlées à des températures de 10°C, 14°C, 16°C, 18°C et 20°C, à différentes photopériodes : 8/16 ou jours courts (JC), 12/12 ou jours moyens (JM) et 16/8 ou jours longs (JL) et sous éclairage de 200 à 4000 lux fourni, soit par des tubes fluorescents (Mazda, du type «blanc soleil de luxe»), soit par des lampes à halogènes (Osram, du type HQI). D'autres ont été placés dans une pièce à température constante (10°C) éclairée par la lumière naturelle (LN) provenant d'une fenêtre orientée au nord, et assurant une intensité lumineuse variant de 100 à 1800 lux (mesures effectuées au milieu des journées).

## RÉSULTATS

### I. — LE MATÉRIEL SAUVAGE

L'observation des échantillons récoltés permet de confirmer la description donnée par KÜTZING (1861), HAMEL (1928) et FELDMANN (1963). Dans la nature, cette algue forme de petites touffes roses épiphytes, hautes de 1 à 2 millimètres. HAMEL (1928) a déjà montré qu'elle est fixée par une grosse cellule bipolaire, ovale, de 10-12 x 14-16  $\mu$ m, représentant la spore germée et émettant des filaments dressés et des filaments descendants pénétrant profondément dans les tissus de l'hôte. Les articles ont de 6 à 7  $\mu$ m de diamètre; ceux des filaments endophytes sont environ 3 fois plus longs que larges et ceux des filaments dressés de 4 à 7 fois. Les rameaux sont nombreux, assez longs, alternes ou seconds, et leurs extrémités s'effilent en pseudopodes. Il ne semble pas exister de poils unicellulaires.

L'espèce est monoïque. Les organes reproducteurs sont disposés sur les articles inférieurs des rameaux, parfois sur le filament principal lui-même. Le carpogone étroitement lagéniforme s'effile en un trichogyne assez long; il est sessile ou porté par un ramule unicellulaire. Le gonimoblaste est formé d'un petit nombre de carposporocystes ovales ou oblongs groupés en corymbe. Les organes mâles se trouvent souvent au voisinage des carpogones. Ils sont constitués le plus souvent par deux ou trois spermatocystes portés par une cellule-mère.

Les monospores, sessiles à l'extrémité des articles basiliaires des rameaux

1. Ces clones ont été préparés par Monsieur le Professeur F. MAGNE.

ou réunis par deux sur un court ramule unicellulaire, sont ovoïdes et ont environ  $8-10 \times 12-14 \mu\text{m}$ .

## II. - DÉVELOPPEMENT OBTENU A PARTIR DU CLONE N° 224

### a) Développement des gamétophytes

Le clone n° 224, issu d'une bouture de gamétophyte, est lui-même constitué de matériel gamétophytique. Les individus qu'on obtient selon la méthode déjà indiquée (cf. Matériel et Méthodes) se présentent sous la forme de pulvinules denses, faiblement adhérents au support et de structure hétéotriche. Dans les conditions qui assurent le mieux leur développement (JL,  $18^\circ\text{C}$ , 1650 lux), ils sont très comparables aux échantillons observés dans la nature. Les rameaux sont dépourvus de poils; toutefois, il en a été observé occasionnellement sur des gamétophytes issus de tétraspores elles-mêmes obtenues en culture. Les cellules des filaments ont de  $6$  à  $10 \mu\text{m}$  de diamètre sur  $23$  à  $43 \mu\text{m}$  de long; elles renferment un plaste unique en plaque pariétale occupant le plus souvent presque toute la surface cellulaire et toujours pourvu d'un pyrénioïde saillant (fig. 1 à 6).

Les monosporocystes observés en culture (JM,  $14^\circ\text{C}$ , 2200 lux et JL,  $18^\circ\text{C}$ , 1650 lux) se forment à l'extrémité d'un court ramule unicellulaire; ils sont ovoïdes, mesurant  $7-10 \times 12-18 \mu\text{m}$ . La monospore, lors de sa germination, bourgeonne une cellule allongée dans laquelle elle se vide de son contenu, et qui est la première d'un filament.

La formation d'organes sexués chez cette espèce monoïque n'a été observée qu'en conditions de JL ( $18^\circ\text{C}$ , 1650 lux), JM ( $14^\circ\text{C}$ , 1700 lux) et LN ( $10^\circ\text{C}$ , en mai, c'est-à-dire sensiblement en condition JL). Les organes sexués observés en culture sont en tout point comparables à ceux de la nature. Ils sont portés par les filaments dressés du thalle hétéotriche et fixés en principe à l'extrémité des rameaux courts, parfois sur deux cellules voisines (fig. 1).

Le carpogone allongé ( $15$  à  $25 \mu\text{m}$ ), surmonté d'un trichogone assez long ( $52$  à  $55 \mu\text{m}$ ), est normalement porté par un rameau latéral formé d'une à plusieurs cellules.

Les spermatocystes sont groupés par 2 ou 3 sur une cellule-mère et libèrent chacun une spermatie incolore de  $4$  à  $6 \mu\text{m}$ .

La fécondation a été observée et le développement du carposporophyte a été suivi; ces deux phénomènes sont conformes aux descriptions de FELDMANN (1963) : une spermatie se fixe vers l'extrémité du trichogone (fig. 2), s'entoure d'une membrane mince et y déverse son contenu. Le carpogone fécondé s'allonge d'abord en repoussant latéralement le trichogyne qui se flétrit et ne disparaît que longtemps après. Il se cloisonne transversalement en 3, 4 (parfois 6) cellules (fig. 3, 4 et 5) qui produisent latéralement des filaments gonimoblastiques ramifiés surtout à leur base (fig. 6); leurs cellules se distinguent parfaitement des cellules végétatives voisines, et en particulier de la cellule-support du carpogone, par leur contenu pourvu seulement d'un petit plaste peu coloré, à pyrénioïde réduit et pas toujours visible. Les cellules terminales en s'accroissant, en se chargeant de matière de réserve et de plastides volumineux bien colorés, se transforment en carposporocystes ovoïdes mesurant  $8-12 \times 14-22 \mu\text{m}$ , sembla-

bles à ceux de la nature (fig. 6). Chaque carposporocyste libère par déchirure de sa membrane une carpospore sphérique qui, par sa taille ( $15.22 \mu\text{m}$ ) et sa forme, est extrêmement comparable d'aspect aux monospores observées en culture.

Les carposporophytes mûrs sont d'une taille suffisante pour permettre leur dissection, et c'est à partir de rameaux soigneusement triés qu'ont été ensemencés des lames de verre. La carpospore, lors de sa germination, ne se vide pas de son contenu le plus souvent (fig. 7 et 19) : elle bourgeonne une cellule allongée qui est la première d'un filament (fig. 8). Les thalles complètement développés sont visibles à l'œil nu; ils se présentent en culture comme des pulvinules d'un diamètre de l'ordre du millimètre. Ce sont des tétrasporophytes car, en conditions de JC ( $10^{\circ}\text{C}$ , 1550 lux) ils ont formé des tétrasporocystes (fig. 9, 10, 11 et 20).

### b) Développement des tétrasporophytes

Ces tétrasporophytes issus de carpospores elles mêmes obtenues en culture sont constitués de filaments monosiphonnés, les uns rampants et comprenant la spore d'origine encore reconnaissable au stade adulte (fig. 9), les autres dressés et ramifiés sans ordre. Les cellules sont 2 à 3 fois plus longues que larges ( $8.10 \times 17.35 \mu\text{m}$ ); par leur contenu, elles sont identiques à celles des gamétophytes (fig. 10 et 11).

Les tétrasporocystes à division cruciée ( $18.20 \times 20.23 \mu\text{m}$ ) isolés ou groupés par deux, trois ou parfois quatre, sont portés par des ramules latérales composées d'une à quatre cellules courtes ou bien ils sont sessiles sur les rameaux dressés principaux (fig. 10 et 11). Au cours de leur germination, les monospores (fig. 12) produites par les tétrasporophytes se vident de leur contenu (fig. 13 et 14) comme celles qui proviennent des gamétophytes.

Les tétraspores ainsi obtenues ont germé sans se vider de leur contenu et ont fourni des individus (fig. 15) qui, présentant des gamètes en conditions JL (fig. 16, 17 et 18), sont des gamétophytes.

Ainsi, partant de gamétophytes de la nature, il a été possible de conduire les cultures jusqu'à l'obtention de nouveaux gamétophytes parfaitement caractérisés.

## III. — DÉVELOPPEMENT OBTENU A PARTIR DU CLONE N° 223

Des individus ont été préparés à partir de ce clone (cf. Matériel et Méthodes). Dans certaines conditions, ils ont formé des tétrasporocystes (fig. 21). Ce sont donc des tétrasporophytes et le clone dont ils font partie est du matériel tétrasporophytique. Ces individus se développent de façon identique aux tétrasporophytes obtenus à partir du clone n° 224 et qui sont issus de carpospores elles mêmes produites en culture. Les tétrasporocystes qu'ils portent sont identiques à ceux de ces derniers; ils apparaissent dans les mêmes conditions (JC,  $10^{\circ}\text{C}$ , 1550 lux) et aussi en conditions LN ( $10^{\circ}\text{C}$ ) au mois de mars, c'est-à-dire sensiblement en jours courts. Les tétraspores obtenues ont, en germant, produit des gamétophytes qui ont porté des gamètes (fig. 22) et, après fécondation (fig. 23), des gonimoblastes (fig. 24) et des carpospores.



Ainsi, partant de carpospores de la nature, il a été possible de conduire les cultures jusqu'à de nouvelles carpospores.

## DISCUSSION

### I. — MORPHOLOGIE

a) Ainsi qu'on a pu en juger à la lecture des lignes ci-dessus, le gamétophyte et le tétrasporophyte de cette espèce sont étroitement similaires par leur morphologie et leur structure. Tous deux sont hétérotriches et, dans les deux cas (fig. 25 et 28), les filaments rampants demeurent libres les uns des autres comme le sont les filaments rampants des thalles (gamétophytes) de la nature.

b) Des différences toutefois existent entre gamétophytes et tétrasporophytes au niveau de l'appareil végétatif. Les cellules des tétrasporophytes sont légèrement plus grandes que celles des gamétophytes, d'une part, et, d'autre part, leurs parois sont légèrement plus épaisses (comparer les fig. 1 à 10 et les fig. 21 à 23); ces faits ne sont pas exceptionnels. Ainsi, BOILLOT (1975) a noté une différence évidente de l'épaisseur des parois cellulaires chez les générations gamétophytique et (?) tétrasporophytique de la Bangiophycidée *Rhodochaete parvula* Thuret, tandis que d'après le travail de STEGENGA et BORSJE (1977, fig. 4) on peut observer chez *Acrochaetium polyblastum* (Ros.) Boerg., qu'une nette différence de taille cellulaire existe entre gamétophyte et tétrasporophyte, ce que d'ailleurs soulignent les auteurs (p. 461).

### II. — GERMINATION DES SPORES

Chez *Acrochaetium subtilissimum*, la spore fondatrice, carpospore ou tétraspore selon le cas, germe de la même façon, ne se vidant pas lors de la première division et persistant jusqu'au stade de thalle adulte (fig. 9, 16 et 28). Ce comportement a été observé dans toutes les conditions de cultures et peut être considéré comme constant. On peut noter qu'il vient en confirmation de la grande similitude de constitution qui règne entre gamétophytes et tétrasporophytes.

Le comportement des monospores est au contraire très différent. Celles-ci, qu'elles proviennent d'un gamétophyte ou d'un tétrasporophyte germent toujours en se vidant de leur contenu dans la première cellule-fille qu'elles forment et leur paroi squelettique disparaît ensuite (fig. 14 et 16). Là encore, le phénomène est constant.

Ces conclusions ne sont pas en accord avec les résultats obtenus chez d'autres espèces du même genre. Déjà, CHEMIN (1937, p. 44) avait attiré l'attention sur le fait qu'il existe, dans l'ensemble des *Acrochaetiales*, une indétermination dans le mode de développement des spores. Un tel phénomène a été retrouvé chez *A. pectinatum* (WEST, 1968) et chez *A. asparagopsidis* (MAGNE, 1977) où, chez le premier, les monospores de tétrasporophyte, et chez le second les monospores de gamétophyte, peuvent ou non, selon les cas, se vider dans la première cellule issue de leur bourgeonnement.

En outre, ainsi qu'il apparaît au cours d'une comparaison des différents résultats obtenus récemment (cf. tableau), dans la presque totalité des cas, les

Espèce	C	MT	T	MG
<i>A. pectinatum</i>	?	+ ou -	-	-
<i>A. dasyae</i>	+	+	-	-
<i>A. densum</i>	-	-	-	-
<i>A. asparagopsisidis</i>	-	?	?	+ ou -
<i>A. polyblastum</i>	-	?	-	-
<i>A. kylinoides</i>	-	-	-	-
<i>A. subtilissimum</i>	-	+	-	+

Tableau. — Comportement des spores de différentes espèces d'*Acrochaetium* lors de la germination, selon qu'elles se vident (+) ou non ( - ) dans la cellule fille issue de leur bourgeonnement (? : comportement encore inconnu). MT : monospore de tétrasporophyte. MG : monospore de gamétophyte. C : carpospore. T : tétraspore.

monospores de tétrasporophytes se développent de façon identique aux carpospores — ce qui n'est pas surprenant, puisque ces deux catégories de spores renferment les mêmes potentialités génétiques — et les monospores de gamétophytes se développent de façon identique aux tétraspores. Seule semble faire exception jusqu'à ce jour, la présente espèce chez qui, ainsi qu'il a été dit plus haut, les monospores quelle qu'en soit l'origine, se développent différemment des carpospores et tétraspores. On ignore tout de la signification de cette différence.

### III. — CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

a) Le cycle a été bouclé avec retour au point d'origine et à partir, d'une part, du gamétophyte à l'état végétatif et d'autre part, des carpospores de la nature

b) Ce cycle est trigénétique, il est, de plus, isomorphe, les générations gamétophytique et tétrasporophytique étant également développées et morphologiquement semblables. Il est très vraisemblablement diplohaplophasique; la présence d'une fécondation, qui a été constatée, implique celle d'une méiose et celle-ci ne peut être située que dans les tétrasporocystes. Le cycle de cette espèce est donc conforme au cycle de type *Polysiphonia*. Ce résultat s'inscrit à la suite de ceux de WEST (1968), de BORSJE (1973), de STEGENGA et BORSJE (1976 et 1977), de STEGENGA et VAN WISSEN (1979) et de STEGENGA et VROMAN (1976), qui ont montré que le cycle de développement de différentes espèces d'*Acrochaetium* est trigénétique, contrairement à une opinion auparavant répandue, confirmant ainsi une hypothèse introduite par MAGNE en 1972 (p. 256-257 et fig. 11).

c) Le tétrasporophyte obtenu en culture n'est pas connu dans la nature. Il est difficile d'admettre qu'il est absent; ce serait envisager l'existence de deux types de cycle différents chez une même espèce de Rhodophycées, éventualité peu probable. Il faut donc supposer qu'il est passé inaperçu jusqu'à ce jour ou qu'il y est représenté par une forme de tétrasporophyte considérée jusqu'alors comme une espèce distincte. Des espèces signalées jusqu'à ce jour dans la flore de Roscoff (FELDMANN, 1954; FELDMANN et MAGNE, 1964), seul l'*Acrochaetium daviesii* (Dillw.) Nägeli, tétrasporophyte au thalle de base en filaments

ramifiés, aux cellules à parois épaisses et pourvues d'un seul plaste pariétal à pyrénocyste saillant, à monospores de taille et de forme assez semblable à celles de l'*A. subtilissimum*, pourrait correspondre au tétrasporophyte recherché. Il est donc souhaitable que des cultures d'*A. daviesii* soient entreprises afin de tenter de vérifier cette hypothèse en obtenant des gamétophytes à partir de tétraspores de cette forme, travail en cours actuellement.

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur MAGNE qui m'a guidé dans ce travail, et Monsieur C. BIDOUX qui a résolu pour moi certaines difficultés techniques.

### BIBLIOGRAPHIE

- BOILLOT, A., 1975 - Cycle biologique de *Rhodochaete parvula* Thuret (Rhodophycées, Bangiophycidées). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* : 39 suppl., 67-83.
- BORSJE, W.J., 1973 - The life history of *Acrochaetium virgatum* (Harv.) J.Ag. in culture. *Br. Physiol. J.*, 8 : 205.
- CHEMIN, E., 1937 - Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. gén. Bot.*, 49 : 205-372.
- FELDMANN, J., 1954 - Inventaire de la flore marine de Roscoff. Travaux de la S.B.R., suppl. 6 : 1-152.
- FELDMANN, J., 1963 - Précis de Botanique, Masson édit., p. 125.
- FELDMANN, J. et MAGNE, F., 1964 - Additions à l'inventaire de la flore marine de Roscoff. Travaux de la S.B.R., 1-28.
- HAMEL, G., 1928 - Floridées de France. *Rev. Algol.*, 3 : 99-158.
- KUETZING, F.T., 1861 - Tabulae phycologicae oder Abbildungen der Tange; XI Bd.
- MAGNE, F., 1972 - Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. *Bull. Soc. Bot. France*, Mémoires : 247-268.
- MAGNE, F., 1977 - La reproduction sexuée chez l'*Acrochaetium asparagopsisidis* (Chemin) Papenfuss. Rhodophycées. *Rev. Algol.*, N.S., XII, 1-2 : 61-72.
- PROVASOLI, L., 1968 - Media and prospects for the cultivation of marine algae. In : WATANABE, A. & A. HATTORI, eds. : Cultures and collection of Algae. Proc. U.S. Japan Conf. Hakone Sept. 1966. *Jap. Soc. Plant physiol.* : 63-75.
- STEGENGA, H., BORSJE, S.W.J., 1976 - The morphology and life history of *Acrochaetium dasyae* Collins (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.*, 25 (1) : 15-29.
- STEGENGA, H., BORSJE, S.W.J., 1977 - The morphology and life history of *Acrochaetium polyblastum* (Rosenv.) Bérge. and *Acrochaetium hallandicum* (Kyllin) Hamel (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.*, 26 (6) : 451-470.
- STEGENGA, H., VROMAN, M., 1976 - The morphology and life history of *Acrochaetium densum* (Drew) Papenfuss (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.*, 25 (4) : 257-280.
- STEGENGA, H., VAN WISSEN, M.J., 1979 - Remarks on the life histories of three *Acrochaetium* algae (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.*, 28 (2/3) : 97-115.
- WEST, J., 1968 - Morphology and reproduction of the red alga *Acrochaetium pectinatum* in culture. *J. Phycol.*, 4 : 89-99.

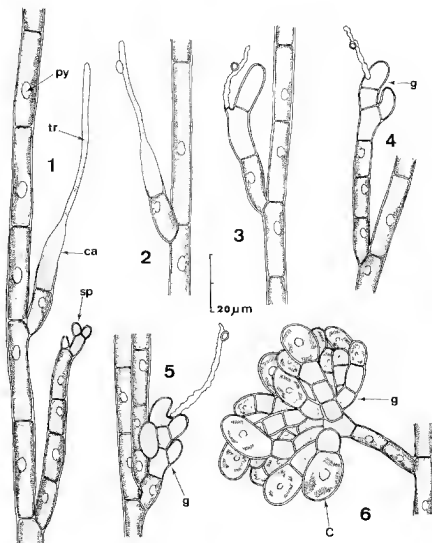


Fig. 1 à 6. — Portions de filaments dressés d'un gamétophyte fertile en culture (clone n° 224). — 1 : rameau principal portant, en bas, des spermatocystes à l'extrémité d'un ramule de quatre cellules et en haut un carpogone porté par une cellule courte. — 2 : carpogone; sur le trichogyne est fixée une spermatie. — 3 : un zygote allongé et cloisonné en deux cellules (le trichogyne a été repoussé latéralement). — 4 : jeune gonimoblaste quadriloculaire. — 5 : idem, stade plus avancé. — 6 : carposporophyte mûr.  
(Sur ces figures, et sur toutes les suivantes, on lira : ca : carpogone; tr : trichogyne; sp : spermatocyste; g : gonimoblaste; py : pyrénolide; p : poil; m : monospore; MS : monosporocyste; C : carpospore; CS : carposporocyste; T : tétraspore; TS : tétrasporocyste.)

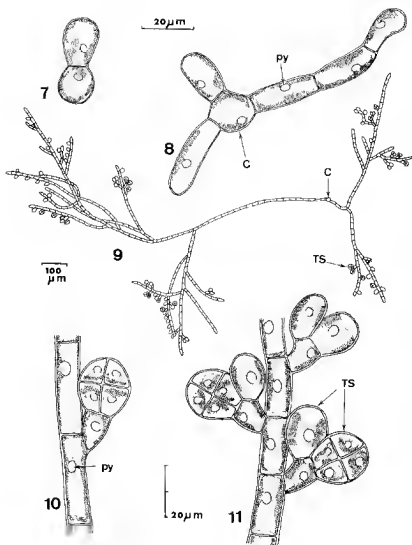


Fig. 7 et 8. — Germination des carpospores en culture (clone n° 224). — 7 : stade à deux cellules; la carpospore ne s'est pas vidée dans la première cellule-fille formée. — 8 : stade plus avancé; idem.

Fig. 9 à 11. — Tétrasporephyte en culture (clone n° 224). — 9 : tétrasporephyte mûr issu d'une carpospore en culture. — 10 : filament dressé portant un tétrasporecyste sur une cellule courte. — 11 : idem, avec trois ramules courts formés chacun d'une cellule, portant deux tétrasporecystes divisés ou non.

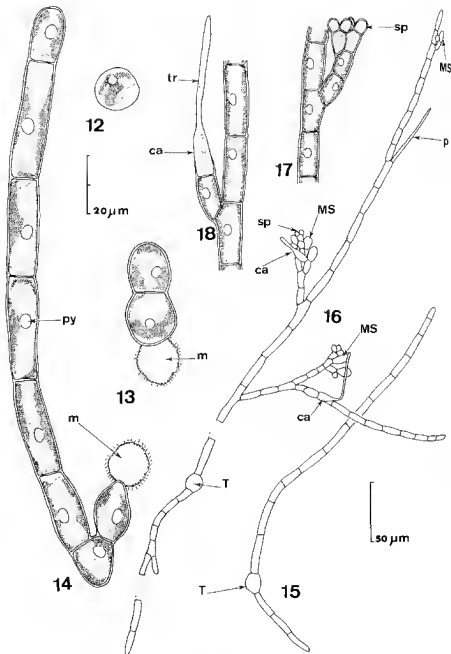


Fig. 12 à 14. — Développement en culture d'une monospore issue d'un tétrasporophyte (clone n° 224). — 12 : monospore libérée. — 13 : germination bicellulaire encore fixée sur l'enveloppe de la monospore qui s'est vidée de son contenu. — 14 : stade plus avancé. Fig. 15 à 18 — Gamétophyte obtenu en culture à partir d'une tétraspore née elle-même en culture (clone n° 224). — 15 : plantule. — 16 : gamétophyte fertile. — 17 : rameau principal portant des spermatocystes à l'extrémité d'un ramule de quatre cellules. — 18 : idem, avec un carpogone porté par une cellule courte.

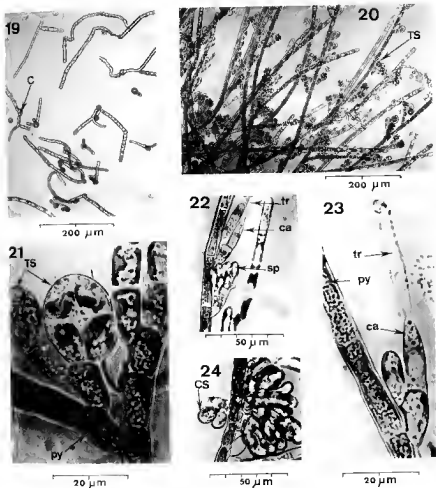


Fig. 19. — Développement de carpospores en cultures (clone n° 224).

Fig. 20. — Rameaux dressés d'un tétrasporophyte issu de carpospore en culture (clone n° 224).

Fig. 21 : Détail d'un ramule à tétrasporocystes (clone n° 223).

Fig. 22 à 24. — Gamétophyte et carposporophyte en culture (clone n° 223). — 22 : rameau dressé d'un gamétophyte portant côte à côte un ramule terminé par des spermatocystes et un ramule portant un carpogone encore immature. — 23 : carpogone avec, sur le trichogyne, une spermatie fécondante. — 24 : gonimoblaste.

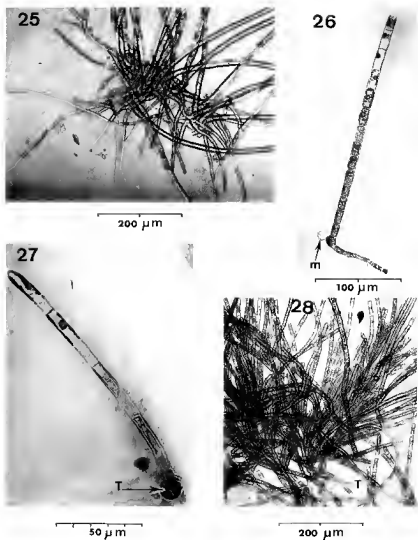


Fig. 25 à 28. -- Clone n° 223. — 25 : base d'un tétrasporophyte en culture; filaments prostrés et rameaux dressés. — 26 : jeune tétrasporophyte né d'une monospore (produite par un tétrasporophyte) qui s'est vidée de son contenu. — 27 : jeune gamétophyte né d'une téraspore qui ne s'est pas vidée. — 28 : base d'un gamétophyte né d'une tétraspore; celle-ci, qui a persisté, est bien visible sur un des filaments prostrés.



# OBSERVATIONS SUR LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DU *SCHIZYMENIA DUBYI* (RHODOPHYCÉE, GIGARTINALE) EN CULTURE,

et remarques sur certains genres de Némastomacées

F. ARDRÉ\*

**RÉSUMÉ.** — L'examen du matériel sauvage du *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh, type du genre, a permis de préciser la structure du rameau carpogonial et le mode de développement du carposporophyte; le carpogone, après fécondation présumée, présente des connexions avec deux cellules végétatives qui l'encadrent; c'est à partir de ces deux cellules que naissent les filaments de jonction qui s'uniront aux cellules auxiliaires.

Les carpospores du *S. dubyi* récolté à Biarritz, donnent des thalles encroûtants, de type *Haematocelis*, demeurés stériles. Les tétraspores de l'*Haematocelis rubens* J. Agardh, provenant de la même région, produisent des thalles encroûtants de type *Haematocelis* d'où naissent des frondes semblables à celles du *S. dubyi*. L'intervention dans le cycle morphologique du *S. dubyi* d'un tétrasporophyte discoïde à tétrasporocystes zonés, correspondant à l'*H. rubens*, confirme l'hypothèse qui avait été précédemment émise (ARDRE, 1977). Plusieurs suggestions sont proposées pour tenter d'élucider les déviations que ce cycle peut présenter.

Ces résultats amènent à reconsidérer la position systématique du g. *Schizymenia* et de certaines espèces qui lui ont été attribuées, et en outre à s'interroger sur la compréhension de la famille des Némastomacées et des genres qu'elle renferme, en particulier en s'appuyant sur la présence des cellules sécrétrices.

**SUMMARY.** — The examination of plants from nature of *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh, type species of the genus, allowed to define more accurately carpogonial branch structure and carposporophyte development, after presumed fertilization, the carpogonium presents connections with two vegetative cells on each side; from these two cells, connecting filaments are produced which will later on become connected with auxiliary cells.

Carpospores from *S. dubyi* collected at Biarritz, gave rise to crustose plants, similar to field collected *Haematocelis*, which remained sterile. Tetraspores of *Haematocelis rubens*

\* Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12, rue de Buffon, 75005 Paris. — L. A. n° 257 (C.N.R.S.).

Cryptogamie: Algologie, 1980, 1, 2: 111-140.

J. Agardh, collected from the same area, gave rise to *Haematocelis*-like crusts from which erect foliose fronds, identical to *S. dubyi* fronds, arose. The implication in the *S. dubyi* life history of a discolored tetrasporophyte, with zonate tetrasporangia, similar to *H. rubens*, confirms the previous hypothesis (ARDRE, 1977). Several suggestions are proposed to try to elucidate possible deviations of this life history.

These results lead to reconsider the systematic position of the g. *Schizymenia* and some species assigned to it, and moreover to re-examine the family Nemastomaceae and its genera, particularly based on the presence of secretory cells

## INTRODUCTION

Depuis que MAGNE (1961a, 1961b, 1964) a contesté l'existence des Rhodophycées haplobiontes, de nombreuses recherches ont confirmé l'hypothèse selon laquelle des algues dont les seuls organes reproducteurs connus sont des tétraspores pourraient être la «phase manquante» du cycle de plusieurs Floridées (DIXON, 1963).

Pour ne s'en tenir, chez les Gigartinales, qu'aux recherches qui ont prouvé l'existence d'un tétrasporophyte rapporté à un autre taxon par suite d'une morphologie très différente de celle du gamétophyte, citons, par exemple, le *Cruoria rosea* couplé à l'*Halarachnion ligulatum* (Wood.) Kütz. (BOILLLOT, 1965, 1972), le *Cruoria arctica* au *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz (SOUTH et al., 1972), divers *Petrocelis* à plusieurs espèces de *Gigartina* du sous-genre *Mastocarpus* (WEST, 1972; WEST et POLANSHEK, 1972, 1975; POLANSHEK et WEST, 1975, 1977; WEST, POLANSHEK et GUIRY, 1977; WEST, POLANSHEK et SHEVLIN, 1978; DION et DELÉPINE, 1979), le *Porphyrodiscus simulans* à l'*Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (FARNHAM et FLETCHER, 1976; CHEN, 1977), l'*Erythrodermis haematis* au *Gymnogongrus leptophyllus* J. Ag. (DECEW et WEST, 1977), des *Erythrodermis* sp. au *Gymnogongrus furcellatus* (C. Ag.) J. Ag. (CANDIA et KIM, 1977) et au *Gymnogongrus devoniensis* (Grev.) Schott. (ARDRE, 1978).

Le *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh et l'*Haematocelis rubens* J. Agardh sont, apparemment, des algues fort différentes l'une de l'autre. Le *S. dubyi*, au thalle foliacé, n'est connu dans la nature à l'état fertile que par des gamétophytes porteurs de carposporophytes; aucun auteur ne signale chez cette espèce la présence de tétrasporocystes (*Iridaea Montagnei* Duby, MONTAGNE, 1849-50; *Kallymenia Dubyi* Harvey, 1846-51; *Turnerella atlantica* Kylin, 1930, 1932, 1956; CHEMIN, 1930; DIXON et IRVINE, 1977), à l'exception de NEWTON (1931), ce qui n'a jamais été confirmé et qui, par conséquent, paraît douteux (1). Depuis SCHMITZ (1889, 1897), cette espèce est

(1) Il n'y a pas lieu de citer aussi, comme l'ont fait CHEMIN (1930) puis DIXON et IRVINE (1977), le dessin de tétrasporocystes cruciés donné par les frères CROUAN (1867, Pl. 13, fig. 92 (4)), puisque dans la légende il est précisé qu'il s'agit là du *Sch. edulis* (c'est-à-dire du *Dilsea edulis*).

classée dans la famille des Némastomacées (= Gymnophleacées (2), DIXON et IRVINE, 1977) qui a été rattachée à l'ordre des Gigartinales en 1932 par KYLIN. L'*H. rubens*, au thalle encroûtant, est un tétrasporophyte à tétrasporocystes zonés (*Haematophloea Crouani* J. Ag., CROUAN, 1858, 1867; NEWTON, 1931; DENIZOT, 1968; ARDRÉ, 1970). Il est rangé, selon les auteurs, soit dans les Cruoriacées-Gigartinales (KYLIN, 1956), soit dans les Peyssonneliacées-Cryptonémiales (PARKE et DIXON, 1976), soit dans les «incertae sedis» (DENIZOT, 1968).

Dans une précédente publication (ARDRÉ, 1977), il a été montré que l'implication dans le cycle du *S. dubyi* d'un thalle tétrasporophytique correspondant à l'*H. rubens* était vraisemblable. Cette hypothèse était étayée sur les observations suivantes: 1) L'aire de répartition de l'*H. rubens* et celle du *S. dubyi* se recouvrent presque totalement sur les côtes atlantiques: l'*H. rubens* est connu en Angleterre (BATTERS, 1889, 1902; NORTON, 1970), en France (CROUAN, 1858, 1867; SAUVAGEAU, 1897; FELDMANN, 1954; ARDRÉ, 1961; VAN DEN HOEK et DONZE, 1966), en Espagne (SAUVAGEAU, 1897; DONZE, 1968), au Portugal (ARDRÉ, 1970); le *S. dubyi* est connu depuis le nord de la Grande-Bretagne (HARVEY, 1846-51; BATTERS, 1902; RUSSELL, 1968; WATLING et al., 1970; NORTON et al., 1971; IRVINE et al., 1972) jusqu'à Mogador au Maroc (P. DANGEARD, 1949); entre ces deux régions, il a été signalé dans de nombreuses localités: en France (*Halymenia Dubyi* Duby ex Chauvin, 1830; CROUAN, 1867; SAUVAGEAU, 1897; KYLIN, 1930; FELDMANN et LAMI, 1941; LAMI, 1943; FELDMANN, 1954; LANCELOT, 1961; VAN DEN HOEK et DONZE, 1966; BOUXIN et DIZERBO, 1971; DIZERBO et FLOCH, 1971), en Espagne (SAUVAGEAU, 1897; HAMEL, 1928; MIRANDA, 1931; ARDRÉ, 1957; SEOANE, 1957; DONZE, 1968), au Portugal (ARDRÉ, 1970), à Tanger (BORNET, 1892), aux Açores (*S. obovata* J. Ag. et *S. undulata* J. Ag., TRELEASE, 1897; SCHMIDT, 1931). Par contre, en Méditerranée, où seul le *Schizymenia* était connu, en Espagne (*Nemastoma minor* J. Agardh, 1842), en Algérie (MONTAGNE, 1849-50), en Italie et en Sicile (ARDISSONE, 1883; FUNK, 1955; FURNARI et SCAMMACCA, 1970; CODOMIER et GIACCONE, 1972), je supposais que l'*Haematocelis* était probablement passé inaperçu ou qu'il avait été signalé sous un autre nom; cette lacune n'existe plus puisqu'il a été observé en Sicile (CORMACI et al., 1976; FURNARI et al., 1978; BATTIATO et PONTE, 1978) dans les mêmes localités que le *Schizymenia*. 2) Les frondes du *S. dubyi* de diverses provenances, récoltées dans la nature, émergent toujours de thalles rampants présentant de grandes analogies structurales avec l'*H. rubens* stérile; de plus, ces thalles encroûtants de types *Haematocelis* portant des frondes peuvent présenter, conjointement, des tétrasporocystes zonés, parfois répartis sur plusieurs couches superposées.

(2) Le nom de Nemastomeae (J. AGARDH, 1842) puis de Nemastomeae (J. AGARDH, 1851) a été repris par SCHMITZ quand il a délimité la famille des Némastomaceae, comme la plupart des auteurs l'ont fait précédemment (KYLIN, 1932, 1956; FELDMANN, 1942; FRITSCH, 1945) c'est cette dénomination qui sera adoptée ici. Le nom de Gymnophleacae, préféré par PARKE et DIXON (1976), est celui qu'a proposé KÜTZING (1843).

Pourtant, les résultats antérieurs obtenus en culture par CODOMIER (1974) infirmaient cette hypothèse : à partir de carpospores du *S. dubyi* provenant de Biarritz, un thalle discoïde composé de plusieurs couches de cellules a donné naissance, après plusieurs mois, à la fronde foliacée. On pouvait donc penser, à la suite de tels résultats, qu'un tétrasporophyte n'intervenait pas dans le cycle de cette espèce.

Depuis, une étude originale d'un tout autre ordre, suscitée par l'hypothèse que j'avais émise, a apporté, au contraire, un nouveau support à celle-ci : l'acide pyrrolidine 2,5-dicarboxylique, métabolite particulier au *S. dubyi*, ainsi que l'ont montré IMPELLIZERI et al. (1975), se retrouve aussi en quantité notable chez *H. rubens* (SCIUTO et al., 1979). Ces auteurs ayant recherché, sans aucun résultat, cette même substance chez une cinquantaine d'autres espèces de Floridées (dont la Némastomacée, *Nemastoma dichotoma*) arrivent à cette conclusion que le *S. dubyi* et *H. rubens* sont extrêmement proches et appartiennent vraisemblablement à un seul et même cycle de développement, appuyant en ceci l'hypothèse de départ.

Ces données conflictuelles motivent la présente publication dans laquelle seront donnés les résultats de cultures, in vitro, entreprises à partir 1) de carpospores du *S. dubyi*, pour comparer leur devenir à celui observé par CODOMIER (1974) avec ce type de spores; 2) de tétraspores de *H. rubens*, pour déterminer s'il intervient dans le cycle du *S. dubyi*.

Au cours de cette étude, il est apparu par ailleurs que nos connaissances sur les organes reproducteurs et le développement du carposporophyte du *Schizymenia* sont fragmentaires; elles se résument en effet à ceci. Dans la définition du genre (KYLIN, 1956), il est seulement indiqué que le rameau carpogonial, les cellules auxiliaires et les gonimoblastes sont analogues à ceux du *Platoma* (SCHMITZ, 1897; KYLIN, 1956); chez le *P. cyclocolpa* (Mont.) Schmitz et le *P. bairdii* (Farl.) Kuck., le rameau carpogonial est tricellulaire (quoique KUCKUCK (1912) signale aussi des rameaux bicellulaires) mais, tandis que chez le *P. bairdii* le carpogone fécondé produit directement des filaments de jonction (KUCKUCK, loc. cit.), chez le *P. cyclocolpa* il fusionne d'abord avec une cellule auxiliaire stérile, voisine (*Nemastoma cervicornis* J. Ag., BERTHOLD, 1884). La description donnée par KYLIN du *S. pacifica* Kyl. (*Turnerella pacifica* Kylin, 1930) concerne essentiellement la formation des gonimoblastes à partir des cellules auxiliaires, et celles des spermatocystes originaires, sur les mêmes thalles, de cellules superficielles du cortex. Les observations, assez obscures, faites par OKAMURA (1933), puis par TOKIDA et MASAKI (1959) sont aussi à rapporter au *S. pacifica* (ABBOTT, 1967). Mes observations m'ont permis de confirmer et, sur certains points, de compléter celles de ces auteurs.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les cultures ont été préparées : d'une part à partir des tétraspores provenant d'une croûte d'*H. rubens* récoltée à Hendaye, dans une station moyennement battue de l'horizon inférieur de l'étagé littoral, en octobre 1976; d'autre part

à partir de carpospores produites par un thalle fertile de *S. dubyi* recueilli à Biarritz en juin 1978, dans le même type de station. Les méthodes d'ensemencement et les conditions de cultures sont les mêmes que celles qui ont été précédemment décrites (ARDRE, 1978). Les cultures ont été entretenues dans de l'eau de mer artificielle (Wimex, H.W., Allemagne) à la concentration de 35g/l, enrichie par le milieu de von STOSCH (1964) modifié (cf. ABÉLARD, 1979). Les observations et les photographies ont été réalisées sur du matériel vivant, sauf mention particulière; celles des spécimens de la nature ont été faites après fixation au formol à 5%. La coloration au bleu d'aniline, selon la méthode de POLANSHEK et WEST (1975), a été parfois utilisée, en particulier pour l'observation de la structure des organes reproducteurs; la coloration au carmin acétique (AUSTIN, 1959) n'a pas donné de résultats satisfaisants.

## RÉSULTATS

### LE MATÉRIEL SAUVAGE

#### A. - *Haematocelis rubens*

La structure anatomique du thalle qui a servi de matériel parental a déjà été précisée (ARDRE, 1977, Pl. II, fig. 1 et 2). Il ne sera insisté ici que sur un caractère qui est la présence, dans toutes les cellules semble-t-il, d'une inclusion sphérique, apparemment non structurée (ARDRE, 1970, Pl. 9, fig. 3; 1977, Pl. II); ces inclusions ont été retrouvées par CORMACI et al. (1976) dans l'*H. rubens* fertile de Sicile. Un autre détail est la présence de filaments rhizoïdaux, observés aussi par CORMACI et al. (loc. cit., Pl. I, fig. 3), bien différents des rhizoïdes des *Peyssonnelia* (DENIZOT, 1968).

#### B. - *Schizymenia dubyi*

Un caractère de cette espèce, qui semble très important, est constitué par la présence de cellules glandulaires (dites aussi sécrétrices). Celles-ci, observées pour la première fois par SCHMITZ (1894), ont été décrites ensuite par KYLIN (1930) puis par CHEMIN (1930). Comme l'ont montré ces auteurs, et comme on peut le voir (Pl. 3, fig. 13 à 15), ces cellules, à paroi peu épaisse, sont ellipsoïdales plus ou moins régulières, leur grand axe perpendiculaire à la surface, leur apex, parfois atténué, affleurant généralement à la surface de la fronde. CHEMIN (loc. cit.) les a trouvées dans tous les thalles pouvant être rapportés avec certitude au type de CHAUVIN, et j'ai fait la même constatation dans les nombreux échantillons d'herbier ou formolés que j'ai examinés (Cherbourg, Brest, Roscoff, côte basque, Espagne-atlantique, Portugal, Açores, Tanger, Alger, Sicile). On pourrait donc conclure que ce caractère est constant si DIXON et IRVINE (1977) n'écrivaient «In the European species secretory cells are too infrequently seen for conclusions regarding identity to be drawn from their absence. . . In *Schizymenia* the presence of secretory cells is diagnostic although in the British Isles these are visible in only a minority of specimens». Je n'ai

pu disposer que de deux échantillons provenant de Grande-Bretagne («Newfoundland Pt., Scilly Is., 12/5/1956, coll. C.I. Dickinson, ex Herb. Kew», Herb. Feldmann; «Ile de Sark, Guernsey, 5/9/60», Herb. Feldmann): ils contiennent tous les deux, en abondance, les cellules sécrétrices typiques du *S. dubyi*.

Les thalles fertiles sont tous monoïques (KYLIN, 1932; DIXON et IRVINE, loc. cit.), ce qui m'avait échappé précédemment (ARDRÉ, 1977). Les spermatocystes, difficiles à discerner sur le matériel fixé, sont bien mis en évidence par la coloration au bleu d'aniline; ils naissent des cellules corticales superficielles et peuvent même se former à partir des ramifications de la cellule support du rameau carpogonial (Pl. 3, fig. 16 et 20).

Les organes femelles sont abondants (Pl. 1, fig. 3 et 4; Pl. 3, fig. 17, 18, 20, 24 et 25). Le rameau carpogonial, tricellulaire, se distingue facilement des cellules végétatives par la faible pigmentation du contenu de ses cellules. Il naît isolément sur la face externe d'une cellule de forme particulière qui peut être considérée comme la cellule support; elle appartient à la région interne du cortex, et porte aussi deux rameaux végétatifs bien développés. Le rameau carpogonial se trouve ainsi inséré dans la fourche que forment ces deux rameaux qui seront désignés par la suite comme rameaux frères du rameau carpogonial; la cellule support porte, en outre, un (rarement deux) autre petit rameau stérile réduit à une ou deux (rarement trois) cellules. Les cellules du rameau carpogonial sont placées sensiblement dans le prolongement l'une de l'autre; la première porte généralement une ramification réduite à une, rarement deux cellules; je n'en ai jamais observé sur la deuxième cellule du rameau; le carpogone se prolonge par un trichogyne de forme plus ou moins régulière. Les différentes étapes de la formation du rameau carpogonial ne permettent pas de discerner si la cellule support ou les cellules voisines du rameau carpogonial joueront un rôle particulier ultérieurement (Pl. 1, fig. 1 et 2; Pl. 3, fig. 19). Par contre, quand le rameau carpogonial est bien différencié, chacune des cellules basales des deux rameaux frères du rameau carpogonial, deviennent plus volumineuses et plus colorables par le bleu d'aniline. Comme KYLIN (1930) l'a déjà indiqué pour le *S. pacifica*, les cellules auxiliaires sont situées à l'écart des rameaux carpogoniaux, et sont encore plus nombreuses que ceux-ci (Pl. 3, fig. 26). Chacune d'elles occupe la même situation que la cellule support du rameau carpogonial; difficiles à distinguer dans les thalles ne comportant que peu ou pas de gonimoblastes, elles ont cependant une forme particulière et, dans les thalles plus âgés, deviennent très colorables au bleu d'aniline; de plus, les rameaux qu'elles portent sont généralement constitués de cellules de formes plus irrégulières que celles des rameaux corticaux indépendants des cellules auxiliaires.

N'ayant pas observé de spermaties fixées aux trichogynes, je ne peux dire si la fécondation a réellement lieu. Mais j'ai pu voir différentes étapes qui permettent de reconstituer le développement du carposporophyte (Pl. 1, fig. 5 et 6; Pl. 2, fig. 12; Pl. 3, fig. 21). Au cours de celui-ci, les trois cellules du rameau carpogonial et la cellule support de ce dernier restent distinctes. Par contre, le carpogone fusionne avec la cellule basale d'un des rameaux frères définis

plus haut; il y a bien fusion, et non connection par synapse secondaire car il n'a jamais été possible d'en observer à ce niveau; toutefois, cette fusion n'entraîne pas la disparition totale de la paroi du carpogone car la forme de celui-ci demeure reconnaissable et le trichogyne subsiste longtemps encore avant de dégénérer. La cellule de base du rameau frère symétrique, elle aussi fusionne avec le carpogone, et cette fois par l'intermédiaire d'une synapse secondaire qu'il est toujours possible d'observer. A ce stade, l'ensemble - cellule support + rameau carpogonial + cellules de fusion - est entouré d'une paroi hyaline, épaisse et stratifiée. C'est à partir de ces deux cellules que naissent alors des filaments de jonction; ils s'allongent, se segmentent, se ramifient, s'insinuant entre les cellules végétatives vers les cellules auxiliaires. Ces filaments de jonction peuvent être distingués des filaments de nature végétative qui sont abondants dans la zone médullaire, non seulement par leur origine, mais aussi par d'autres caractères tels que leur faible diamètre et l'absence complète de plastides. Lorsque le filament de jonction centripète parvient au contact de la cellule auxiliaire, la connection entre les deux s'établit sur la face interne de celle-ci; le filament centrifuge qui se forme ensuite naît à peu de distance du filament centripète, chaque filament connecteur étant relié à la cellule auxiliaire par une synapse de petite taille (Pl. 2, fig. 7). La première cellule du gonimoblaste se découpe à partir de la face supérieure de la cellule auxiliaire puis, par divisions successives, constitue les filaments ramifiés du gonimoblaste; le disque synaptique qui relie la cellule auxiliaire à la cellule mère du gonimoblaste est particulièrement large et prend fortement la coloration au bleu d'aniline (Pl. 2, fig. 8 à 11; Pl. 3, fig. 22, 23 et 27). Il semble que chaque cellule du gonimoblaste donne naissance à un carposporocyste, les plus âgés, souvent détachés lors des coupes et des colorations, étant situés à l'extrémité des filaments du gonimoblaste. Il est probable, bien que je n'ai pu le suivre avec certitude, qu'un même filament de jonction puisse s'unir successivement avec plusieurs cellules auxiliaires.

## DÉVELOPPEMENT DES CARPOSPORES DU *SCHIZYMENIA DUBYI*

Les carpospores, sphériques après leur libération, ont un diamètre de l'ordre de 25 à 30  $\mu\text{m}$  (Pl. 4, fig. 28). Les premiers stades du développement sont identiques à ceux déjà décrits par CHEMIN (1937). Les petits disques qui résultent de ces premiers cloisonnements produisent souvent, et parfois à un stade précoce, un à plusieurs filaments non rampants qui, s'ils arrivent au contact du substrat, forment d'autres thalles rampants, ceci pouvant avoir lieu plusieurs fois. Ces filaments, pour la plupart flottants, sont abondamment ramifiés et constitués de cellules allongées entre lesquelles sont intercalées, de façon irrégulière, des cellules courtes (Pl. 4, fig. 29 et 30); parfois ils donnent naissance à de petits massifs cellulaires, flottants eux-aussi, qui évoluent peu. Une seule carpospore peut ainsi donner naissance à de nombreux thalles discoïdes ou massifs. Au bout de deux mois les thalles discoïdes atteignent 100 à 150  $\mu\text{m}$  de diamètre. Quoique peu épais ils sont pluristromatiques, sauf à la marge qui assure leur extension horizontale. A l'âge de 20 mois, les plus grands atteignent 8 à 10 mm de diamètre; aucun n'a encore formé de tétrasporocystes ni bourgeonné de

frondes dressées (Pl. 4, fig. 31 à 36; Pl. 5, fig. 37 et 38)

La strate basale, ou hypothalle, est formée de cellules allongées, rayonnant vers la marge; elle est souvent partiellement décollée du substrat et forme alors des filaments rhizoïdaux longs et tamifiés; ceux-ci s'organisent parfois en pseudo-disque plus ou moins étendus, mais toujours distincts les uns des autres et de la strate basale à laquelle ils s'appliquent étroitement; ces pseudo-disques ne peuvent être confondus avec un périthalle inférieur, comme celui d'un *Polys-trata* par exemple (DENIZOT, 1968). Ces rhizoïdes, fréquemment abondants, masquent les files hypothalliennes et constituent une grande gêne pour l'obtention de coupes convenablement orientées. Il a été toutefois possible d'observer que les cellules marginales, par cloisonnements légèrement obliques, sont à l'origine des files hypothalliennes; celles-ci portent des filaments ramifiés dressés périthalliens, fortement coalescents; contrairement à un avis précédent (CODOMIER, 1974; ARDRÉ, 1977), il existe des fusions latérales ou des synapses secondaires entre les cellules des filaments adjacents du périthalle; elles semblent rares (Pl. 4, fig. 33). Les globules réfringents n'ont été que rarement observés (Pl. 4, fig. 36); l'abondance des grains d'amidon qui masquent le contenu cellulaire n'a pas permis de vérifier s'ils existent dans chaque cellule.

## DÉVELOPPEMENT DES TÉTRASPORES DE *L'HAEEMATOCELIS RUBENS*

Les tétraspores (Pl. 5, fig. 39), sphériques après leur émission, ont un diamètre de 18 à 20  $\mu\text{m}$  (Pl. 5, fig. 40). Elles se cloisonnent et le mode de développement des plantules suit un déroulement identique à celles qui sont issues des carpospores (Pl. 5, fig. 41 à 45). Là encore, une seule spore peut donner naissance à de nombreux thalles discoïdes ou massifs, reliés entre eux par des filaments; ces derniers sont fragiles et souvent rompus au cours des manipulations. Au bout de quatre mois, les disques atteignent jusqu'à 150  $\mu\text{m}$  de diamètre. Ce n'est qu'un an après le début des cultures que se sont manifestés, aussi bien sur les thalles rampants de toutes tailles que sur les petits massifs flottants, les premiers bourgeonnements des frondes dressées (Pl. 5, fig. 46 et 51; Pl. 6, fig. 52). Ces frondes atteignent 6 à 8 mm au bout de 26 mois et ont peu évolué par la suite, tandis que de nouvelles frondes apparaissent sur les thalles massifs ou à la marge des disques qui continuent à croître (Pl. 5, fig. 47 à 50).

Les disques issus de tétraspores (Pl. 5, fig. 51; Pl. 6, fig. 53 à 57; Pl. 7, fig. 60 et 61) présentent une structure de même type que celle des disques issus des carpospores. Les filaments rhizoïdaux, s'ils peuvent encore constituer à la face inférieure de l'hypothalle de petits massifs accessoires (Pl. 7, fig. 61), sont le plus souvent rares et peu développés. Ainsi que cela apparaît sur une coupe radiale du thalle (Pl. 6, fig. 53, 55 et 57), chaque cellule de l'hypothalle porte deux files périthalliennes, l'antérieure étant seule développée, et la postérieure réduite à une seule cellule; cette dernière peut fusionner avec la cellule de base de la file périthallienne antérieure portée par la cellule hypothallienne plus âgée; d'autres rares fusions entre cellules adjacentes du périthalle ont été notées. Les globules réfringents n'ont été que rarement observés.



La naissance des frondes dressées a pu au moins partiellement être suivie. Les ébauches en sont très tôt discernables sur des coupes normales à la surface du thalle (discordé ou massif). Dès leur plus jeune âge, la paroi squelettique superficielle qui les coiffe devient moins apparente et semble se gélifier, et le faisceau de filaments périthalliens qui en est à l'origine présente, dans la zone apicale de ceux-ci, des cellules courtes séparées par des cloisons perpendiculaires puis de plus en plus obliques au fur et à mesure que l'ébauche s'accroît (Pl. 6, fig. 52). A un stade plus âgé (Pl. 6, fig. 54 et 56), on peut constater que, dans chacun des filaments périthalliens concernés, la cellule apicale a fonctionné comme initiale d'un des axes de la fronde et de ses ramifications latérales: par un cloisonnement oblique, elle produit un article sous-jacent qui, se cloisonnant à son tour selon un plan sensiblement perpendiculaire au précédent, donne une cellule latérale externe (c'est-à-dire abaxiale par rapport à l'axe de symétrie de la fronde) et un segment axial; la série des segments axiaux successifs ainsi formés constitue un filament axial, tandis que les cellules latérales abaxiales sont à l'origine des ramifications latérales.

Les cellules sécrétrices sont évidentes dans les jeunes thalles, avec une densité comparable à celle observée chez les thalles sauvages (Pl. 6, fig. 58; Pl. 7, fig. 62).

## DISCUSSION

### LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

Les résultats ci-dessus montrent bien que les tétrasporocystes de l'*Haematocelis rubens* produisent des thalles encroûtants d'où naissent des frondes dressées, l'ensemble étant identifiable aux individus du *Schizymenia dubyi* récoltés dans la nature. D'autre part, ils montrent aussi que les carpospores du *S. dubyi* produisent des thalles encroûtants, dépourvus de parties dressées et identifiables, par leur constitution anatomique, aux thalles d'*H. rubens* récoltés dans la nature; ce dernier fait sera ici considéré comme acquis, en dépit du fait que les tétrasporophytes obtenus ne sont pas parvenus à former des tétrasporocystes; les conditions de culture, identiques pour les deux types de spores, inhibent peut-être leur production qui, dans la nature, semble initiée en jours relativement courts.

Devant ces seuls résultats, il semble cependant prématuré de pouvoir affirmer que le cycle du *S. dubyi* est trigénétique hétéromorphe et diplo-haplophasique. On peut, en effet, soulever plusieurs objections contre cette assertion. 1) Je n'ai pu apporter aucune donnée relative au cycle nucléaire; bien que dans le thalle générateur des carpospores mises en culture, j'ai observé plusieurs cas de fusion et de connection du carpogone avec les deux cellules basales des rameaux frères, la formation des filaments connecteurs, leur jonction avec les cellules auxiliaires qui produisent les carposporocystes, je ne peux affirmer qu'une fécondation a eu lieu; de même, lors de la formation des tétraspores dans le thalle d'*Haematocelis* parental, les très faibles dimensions des noyaux ne m'ont pas permis de discerner s'il y avait ou non méiose; on ne peut dire si la différence

sensible de taille entre les deux types de spores, les carpospores étant plus volumineuses que les tétraspores, est significative; 2) Les résultats obtenus en culture par CODOMIER (loc. cit.) à partir des carpospores du *Schizymenia* montrent qu'un cycle, sans intervention de tétrasporophyte, est aussi possible; 3) Les thalles rampants d'où naissent des frondes du *Schizymenia* peuvent, dans la nature, présenter conjointement des tétrasporocystes, parfois répartis sur plusieurs zones superposées.

On en est donc réduit à comparer le cas du *S. dubyi* avec celui d'autres espèces déjà étudiées et, en raisonnant par analogies, à proposer les hypothèses possibles relatives à cette espèce.

1) Le cycle fondamental du *S. dubyi* serait, comme celui de l'*Halarachnion ligulatum* (BOILLLOT, loc. cit.), trigénétique hétéromorphe et haplodiplophasique, comportant gamie et méiose. Ce type de cycle pourrait se rencontrer dans certaines populations de la côte basque et du Portugal, par exemple, où les *H. rubens* présentent fréquemment des tétrasporocystes.

2) A côté de ce type classique pourrait exister un cycle digénétique, correspondant à celui obtenu par CODOMIER, et qui aurait pu s'établir de deux façons. a) Selon une première hypothèse, la méiose interviendrait non pas dans des tétrasporocystes, mais dans une cellule apicale des filaments périthalliens, aboutissant à la formation du thalle dressé; ceci correspondrait au type de cycle du *Lemanea* démontré par MAGNE (1967, 1972). Cette hypothèse, proposée par DIXON et al. (1972; DIXON, 1973) pour le *Pikea californica* (CHIHARA, 1972) et le *Gloiosiphonia capillaris* (EDELSTEIN et al., 1971), ainsi que par MAYHOUB (1973) pour le *Calosiphonia vermicularis*, afin d'expliquer le fait que les carpospores de ces espèces peuvent parfois donner naissance à de nouveaux gamétophytes, n'est pas acceptable, en ce qui concerne le *S. dubyi* puisque, ainsi que cela a déjà été montré par CODOMIER (loc. cit.) et au cours de ce présent travail, les frondes dressées du *S. dubyi* se forment à partir d'un grand nombre de filaments et non d'un seul. b) Selon une seconde hypothèse, on pourrait penser que, par suppression de la gamie, il y aurait succession de générations gamétophytiques et carposporophytiques, sans intervention de tétrasporophyte et sans changement du niveau de ploïdie. C'est l'hypothèse qui a été généralement admise pour expliquer la production de nouveaux gamétophytes à partir de carpospores, dans certaines populations de *Gigartina* du sous-genre *Mastocarpus* comme *G. stellata* (CHEN et al., 1974; WEST et POLANSHEK, 1975; RUENESS, 1978; DION et DELÉPINE, 1979), *G. papillata* (KIM, 1976; POLANSHEK et WEST, 1977; AVILA, 1978), *G. agardhii* (= *G. jordinii* J. Ag., WEST et al., 1978), ou dans certaines populations de *Gymnogongrus* à gonimoblastes comme le *G. leptophyllus* (DECEW et WEST, 1977), *G. devoniensis* (ARDRE, 1978). Un tel cycle pourrait intervenir en certaines régions où les *Haematocelis* porteurs de tétrasporocystes sont rares ou n'ont même jamais été rencontrés, comme à Roscoff par exemple (FELDMANN, 1954). Dans une même localité, et cela semble être le cas à Biarritz, le cycle classique et le cycle digénétique pourraient se manifester, de la même manière que chez le *Gigartina stellata* (WEST et POLANSHEK, 1975; DION et DELÉPINE, 1979), le *G. papillata* (POLANSHEK et WEST, 1977) et le *G.*

*jardunii* (WEST et al., 1978). Cependant, les espèces de *Gigartina* chez lesquelles ces anomalies de la sexualité ont été présumées sont dioïques, contrairement au *Schizymenia* qui est monoïque; il faudrait alors supposer que chez cette espèce, il n'y aurait pas toujours synchronisme dans la maturation des spermatocystes et des carposporocystes, ou bien que les spermaties ne sont pas toujours fonctionnelles, ou bien encore que, comme l'hypothèse en a été émise pour certains thalles du *G. papillata* (WEST et POLANSHEK, 1975 b; POLANSHEK et WEST, 1977), du *G. jardunii* (WEST et al., loc. cit.) et du *G. stellata* (DION et DELÉPINE, 1979), certaines lignées sont apogamiques. Quant au niveau de ploïdie de ce cycle digénétique, en l'absence de toute étude caryologique, les données biochimiques fournies chez les Gigartinacées par le fractionnement des carragheénanes en K-carragheénanes dans les gamétophytes, et en  $\lambda$ -carragheénanes dans les tétrasporophytes (CHEN et al., 1973; PICKMERE et al., 1973), ont conduit CHEN et al. (1974) ainsi que WEST et al. (1978) à considérer les gamétophytes apogamiques riches en K-carragheénanes, comme haploïdes, DION et DELÉPINE (1979), en s'appuyant, à la suite de FELDMANN (1972), sur l'exemple du mutant haploïde du *Derbesia marina* qui présente la morphologie de la génération diploïde (KORNMAN, 1970), ainsi que sur celui d'individus de l'*Acrothrix pacifica* qui, haploïdes ou diploïdes, conservent la morphologie classique du sporophyte (AJISAKA, 1979) estiment, avec justesse, que «si une telle indépendance existe entre l'expression phénotypique de la forme du thalle et la phase nucléaire, il peut en être de même pour l'expression phénotypique du chimisme des parois». De plus, dans leurs recherches sur les constituants des parois d'algues vertes siphonnées, HUIZING et al. (1979) montrent que le changement de niveau de la ploïdie ne serait pas responsable du changement de la morphologie et de la composition des parois durant la transition gamétophyte-sporophyte. Ainsi, les seuls données biochimiques, quand elles existent, ne permettent pas de déterminer avec certitude le niveau de ploïdie des générations morphologiques.

3) Le problème posé par les thalles sauvages d'*Haematocelis* qui présentent des tétrasporocystes et, sus-jacents à ceux-ci, des frondes dressées gamétophytiques, n'est pas spécial à cette seule espèce. D'autres exemples, aussi énigmatiques, ont été déjà signalés: celui, célèbre, du *Platoma bairdii* dont les pousses sexuées femelles avec cystocarpes accompagnées parfois de tétrasporocystes peuvent émerger de thalles rampants tétrasporophytiques (KUCKUCK, 1912); celui de l'*Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries qui, en culture, alterne avec le tétrasporophyte *Porphyrodiscus simulans* (CHEN, 1977), mais dont les frondes, dans la nature, peuvent naître de croûtes porteuses de tétrasporocystes identifiées au *P. simulans* (FARNHAM et FLETCHER, 1976); enfin celui, plus récent, du *Chaetangium fastigiatum* (Bory) J. Ag. dont les croûtes tétrasporophytiques sont parfois étroitement associées à des bases de pousses dressées gamétophytiques (DELÉPINE et al., 1979). Les hypothèses que l'on peut proposer pour tenter d'élucider les causes de ces anomalies sont incertaines. a) Comme DIXON et al. (1972; DIXON, 1973) l'ont fait à propos du *Platoma bairdii*, puis FARNHAM et FLETCHER (1976) à propos de l'*Ahnfeltia*, on pourrait présumer que deux processus interviennent côte à côte: méiose dans des tétrasporocystes et, par analogie avec le cas du *Lemanea* (MAGNE, 1967, 1972), méiose dans une

cellule apicale des filaments dressés du thalle rampant. Cette hypothèse paraît peu vraisemblable, en particulier pour ces algues multiaxiales. b) Le cycle serait entièrement apomictique mais il pourrait y avoir une alternance morphologique des générations gamétophytique-sporophytique, ce qui implique que les noyaux de chaque génération morphologique seraient totipotent. Cette hypothèse, quoique problématique, proposée par CHEN et al. (1974) pour expliquer certains des résultats obtenus par WEST et POLANSHEK (1972), serait susceptible de ne plus rendre contradictoires les diverses potentialités qui semblent parfois se manifester chez ces espèces. d) La production conjointe, sur un même thalle, de gamétocystes et tétrasporocystes, est un phénomène connu depuis longtemps chez de nombreuses espèces de Rhodophycées. A la liste de KNIEP (1928), revue et augmentée par KNAGGS (1969), s'ajoutent des exemples plus récents (cf. VAN DER MEER et TODD, 1977). Par des méthodes génétiques pratiquées sur un *Gracilaria* sp., VAN DER MEER et TODD (loc. cit.) ont porté une vision nouvelle sur ce vieux problème posé par les phases mixtes: . . . «since diploid plants of *Gracilaria* sp. are normally tetrasporophytes, the observation that diploid tissue homozygous for mating type becomes gametophytic indicates that heterozygosity for mating type, rather than the diploid state, triggers development of the tetrasporophytic phase». Ainsi, le tétrasporophyte diploïde du *Gracilaria* sp. peut produire des gamétocystes dans des portions du thalle devenues, par recombinaison mitotique, homozygotes pour le type de compatibilité. Il semble à ces auteurs extrêmement probable que, tout en ne pouvant expliquer tous les cas répertoriés, le mécanisme des recombinaisons mitotiques puisse être à l'origine des phases mixtes de nombreuses espèces (cf. VAN DER MEER et TODD, loc. cit.). Les anomalies rencontrées dans les thalles sauvages de l'*Ahnfeltia*, du *Schizymenia* et du *Chaetangium*, ne me paraissent différer essentiellement de celles observées chez les autres espèces que par le fait qu'elles concernent des espèces dont le cycle est hétéromorphe; il se pourrait que la production des frondes gamétophytiques soit la conséquence de recombinaisons mitotiques intervenues dans le tétrasporophyte encroûtant. En l'absence de toutes données caryologique et génétique, on doit toutefois considérer comme conjecturale cette hypothèse pourtant séduisante. Quant au *Platoma bairdii*, il est préférable actuellement de ne pas proposer d'explication, même hypothétique, du phénomène de «proporie» décrit par KUCKUCK (1912); l'existence d'un cycle hétéromorphe n'est en effet pas démontré et reste très incertain chez cette espèce puisque ROSENVINGE (1917), et KORNMAN et SAHLING (1977) ont observé des tétrasporocystes dans des frondes semblables aux frondes gamétophytiques et parfaitement distinctes de celles-ci.

## REMARQUES SYSTÉMATIQUES

### A. - Le genre *Schizymenia*.

Si les résultats exposés ci-dessus sont encore incomplets, il paraît toutefois logique d'admettre que le *S. dubyi*, type du genre, présente un cycle fondamental trigénétique hétéromorphe et probablement haplodiplophasique. L'existence

chez cette espèce d'un tétrasporophyte encroûtant, différent par cela même du gamétophyte aux frondes dressées très développées, s'accorde bien avec la conception, qu'avaient KYLIN et la plupart des auteurs, du genre *Schizymenia* dépourvu de tétrasporophyte. On peut maintenant supposer que si les autres espèces du genre ne présentent pas de frondes dressées tétrasporophytiques, c'est parce que le tétrasporophyte correspondant est constitué par une croûte de type *Haematocelis* qu'il convient de rechercher. Ainsi, très vraisemblablement seraient dans ce cas le *S. pacifica* Kylin qui, dans le Pacifique (Mexique et Californie) (KYLIN, 1930, 1932; DAWSON, 1961) coexiste avec l'*Haematocelis rubens* (DAWSON, 1953) et l'*H. zonalis* (DAWSON et NEUSHUL, 1966), ainsi que le *S. obovata* J. Ag. qui, à Tristan da Cunha, est accompagné de l'*Haematocelis* (?) *epiphytica* Baardseth (BAARSETH, 1941).

La question ne pourrait cependant pas être aussi simple. Certains auteurs ont en effet signalé la présence de tétrasporocystes dans des frondes dressées rapportées à des espèces de *Schizymenia*. On peut citer à ce propos (et sans même évoquer le *S. epiphytica* (Setch. et Lawson) Smith et Hollenberg (1943) dont l'appartenance au g. *Schizymenia* est très problématique (KYLIN, 1956)) le *S. dawsonii* Abott (1967) et le *S. borealis* Abott (1967), ainsi que le *S. pacifica* lui-même, selon OKAMURA (1933, sous le nom de *S. dubyi*) et SMITH (1944), ces deux dernières observations n'ayant d'ailleurs pas été prises en compte par KYLIN. ABBOTT (1967) précise même que, chez le *S. pacifica*, les tétrasporophytes sont aussi communs que les gamétophytes.

On serait donc amené à penser, à la suite de ces informations, que plusieurs types de cycles peuvent se rencontrer non seulement au sein du g. *Schizymenia*, mais aussi au sein d'une seule espèce, le *S. pacifica*. Cependant, on doit remarquer que, dans les différents cas qui viennent d'être cités, les tétrasporocystes sont toujours de type crucié, donc très différents de ceux du *S. dubyi* qui, portés par l'*H. rubens*, sont de type zoné. Dès lors, on peut douter de l'appartenance au g. *Schizymenia* de ces espèces, ou tout au moins des frondes tétrasporophytiques qui leur sont rapportées.

## B. - La famille des Némastomacées.

La famille des Némastomacées, à laquelle appartient le g. *Schizymenia*, comprenait, lors de sa délimitation par SCHMITZ (1889, 1897) à la fois des algues uni- et multiaxiales. KYLIN (1932), lors de sa mise au point de la définition des Gigartinales, exclut, de la famille des Némastomacées, les algues dont la fronde présente une structure uniaxiale (qui deviennent les Calosiphoniacées) et celles multiaxiales, dont le gonimoblaste se développe vers l'intérieur du thalle (qu'il regroupe dans la famille des Furcellariacées). Dès lors, la f. des Némastomacées ne comprend plus que des algues multiaxiales caractérisées, d'une part par un gonimoblaste croissant à partir des cellules auxiliaires vers l'extérieur du thalle, et non entouré de filaments involucraux, d'autre part par des tétrasporocystes à division cruciée; elle groupe les genres *Nemastoma*, *Platoma*, *Schizymenia*, auxquels est ajouté (KYLIN, 1956), comme l'avait proposé FELDMANN (1942), le g. *Titanophora* Feldmann.

Étant donné que chez le *S. dubyi*, type du genre, les tétrasporocystes sont

zonés, ce genre devrait logiquement être exclu des Némastomacées. Cependant, avant d'arriver à cette solution, il est nécessaire de faire les remarques suivantes.

La première a trait aux tétrasporocystes qui, par définition, sont de type crucié dans la famille. C'est effectivement des tétrasporocystes de ce type qui ont été observés (bien que rarement, à ma connaissance) dans les autres genres : chez le *Platoma bairdii* (*Nemastoma* (?) *Bairdii* Farlow, 1875; KÜCKUCK, 1912; ROSENVINGE, 1917; KORNMAN et SAHLING, 1977), les *Nemastoma laciniata* J. Agardh (1876; KYLIN, 1932), *N. laingii* Kylin (1932), *N. pulchra* Baardseth (1941), *N. lancifolia* Okamura (1933), *N. nakanurur* Yendo (OKAMURA, 1929-32; UMEZAKI, 1974). Il faut pourtant remarquer que les tétrasporocystes des espèces-types de chacun de ces genres, c'est à-dire *Platoma cyclocolpa* (Mont.) Schmitz (*Halymenia cyclocolpa* Montagnac, 1840) *Nemastoma dichotoma* J. Agardh (1842) et *Titanophora pikeana* (Dickie) Feld. (*Galaxaura pikeana* Dickie, 1874), nous sont encore inconnus. Dès lors, il n'est pas du tout prouvé, d'une part que les genres considérés présentent des tétrasporocystes cruciés, d'autre part que les espèces qu'on leur rapporte actuellement leur appartiennent bien.

La seconde remarque concerne la présence de cellules sécrétrices. Ainsi que l'a montré J. FELDMANN (1942), celles-ci peuvent constituer un caractère distinctif facile à observer. Selon cet auteur, elles feraient défaut chez tous les *Platoma*, mais existeraient chez les vrais *Nemastoma*. A l'appui de cette idée, il cite KYLIN (1932) signalant leur présence chez le *N. dumontioides* J. Ag. alors qu'il n'en a trouvé dans aucune autre espèce de *Nemastoma*, BÖRGESEN (1929) qui les a observées et figurées chez le *N. canariensis* J. Ag., et enfin ses propres observations, positives, «chez diverses formes de *Nemastoma* méditerranéens que l'on confond peut être à tort sous le nom de *Nemastoma dichotoma* J. Ag.» (cf. aussi FELDMANN, 1941). KYLIN (1956) a lui aussi utilisé ce caractère dans sa clé de détermination des g. de Némastomacées, mais sans suivre les idées de FELDMANN. En effet, dans cette clé, après avoir séparé le g. *Titanophora* au thalle incrusté de calcaire (et pourvu de cellules sécrétrices immergées dans le cortex), il distingue le g. *Schizymenia* des g. *Nemastoma* et *Platoma* par la présence de cellules sécrétrices dans le premier, et leur absence dans les deux autres. Ce fait est d'autant plus curieux que SCHMITZ (1894, 1897), qui est le premier à avoir signalé les cellules sécrétrices du *Schizymenia*, mentionne également leur présence chez les *Nemastoma* (*N. dichotoma* - que J. AGARDH représente d'ailleurs en 1879 - et *N. canariensis*), mais aussi chez le *Platoma* en citant les observations de BERTHOLD (1884, sous le nom de *Nemastoma cervicornis*). Ainsi KYLIN s'est trouvé en contradiction non seulement avec les observations de SCHMITZ, mais également avec celles de FELDMANN.

Ceci m'a engagé à étudier les espèces-types des deux genres *Nemastoma* et *Platoma*, en fonction des échantillons disponibles dans les herbiers du Muséum.

Tous les thalles de *N. dichotoma* observés («*Nemastoma dichotoma* J. Ag., Trieste, Communicat. ex Herbario J. G. Agardh», Herb. Gén.; «*Nemastoma dichotoma* J. Ag., Banyuls s/Mer, 9/1927», leg. Feldmann, Herb. Feldmann; *Idem* «Banyuls, dragué au cap Béar, 25/6/1937, leg. G. Mazoyer», Herb. J.

Feldmann; *Idem* «Cap Ferrat, 40 m, 18/8/1938, leg. J. et G. Feldmann», Herb. Feldmann) comportent de nombreuses cellules sécrétrices réfringentes qui résistent bien à la réhumectation et à la coloration au bleu d'aniline; volumineuses, sphériques ou ovoïdes vues de profil, à paroi épaisse et stratifiée, elles affleurent à la surface du thalle (Pl. 7, fig. 64, 68 et 69). Il ne semble pas qu'il y ait lieu de considérer ces différents thalles comme appartenant à plusieurs espèces.

Les thalles du *Platoma cyclocolpa* («*Halymenia multifida* Montag., *Platoma* Schousb., *Halymenia cyclocolpa*, voir l'herb. de M. Webb, Canaries, Tenerife», Type, Herb. Montagne; «*Halymenia cyclocolpa* Mont., Tanger, Schousboe», Herb. Montagne; «*Halymenia cyclocolpa* Mont., leg. Roussel, 1836, Alger», Herb. Montagne; «*Nemastoma cyclocolpa* Zanard., *Platoma multifida*, Tanger, 7/1826, ex Herb. Schousboe», Herb. Gén.; *Idem* «Tanger, 8/1826, ex Herb. Schousboe», Herb. Gén.; «*Platoma multifida* sp. nov., regioni tingitano, 7/1827, ex Herb. Schousboe», Herb. Thuret; «*Nemastoma cyclocolpa* Zanard., Tanger, 7/1827, ex Herb. Schousboe», Herb. Thuret) présentent tous, eux aussi, des cellules sécrétrices réfringentes, plus ou moins volumineuses, à paroi épaisse, mais difficilement discernables en surface (Pl. 7, fig. 63); en forme de poire ou ovoïdes vues de profil, elles sont localisées dans la couche profonde du cortex, à la limite de la moelle filamenteuse, et totalement recouvertes par les ramifications constituant le cortex; elles se sont relativement mal réhumectées, ou ont souvent éclaté, libérant leur contenu; malgré les difficultés d'observation, il semble que ces cellules sont intercalaires (Pl. 7, fig. 65 à 67).

Ces constations confirment celles de BERTHOLD, de SCHMITZ et, en partie, de FELDMANN. Elles permettent maintenant d'affirmer la présence de cellules sécrétrices, de forme et de localisation particulières, dans les deux genres *Nemastoma* et *Platoma*, et, en conséquence, de rejeter de ces genres toutes les espèces dépourvues des cellules sécrétrices spéciales à chacun des deux genres.

Devant les nombreuses incertitudes qui obscurcissent la compréhension des genres groupés dans la f. des Némastomacées, il serait souhaitable d'étudier à nouveau les espèces qui ont été rapportées à ceux-ci tant du point de vue de la structure de l'appareil végétatif, du rameau carpogonial et du mode de développement du carposporophyte, que du type de cycle qu'elles présentent.

Étant donné que la définition de la f. des Némastomacées donnée par KYLIN est fondée en partie, comme on l'a vu, sur des caractères incertains, il me paraît pour le moment prématuré de discuter du bien fondé de cette famille, de l'adjonction à celle-ci du g. *Predaea* (FELDMANN, 1942; KRAFT et ABBOTT, 1971; KRAFT et JOHN, 1976; NORRIS et BUCHER, 1977) et du g. *Adelophyton* (KRAFT, 1975), ainsi que des rapports qu'elle peut avoir avec d'autres familles.

## REMERCIEMENTS

J'exprime toute ma gratitude au Professeur P. BOURRELLY pour l'aide qu'il m'a apportée dans la traduction de textes allemands, au Professeur F. MAGNE pour des remarques et des suggestions au cours de la rédaction, à Monsieur le Directeur A. PERCIER pour l'accueil qu'il m'a réservé au Centre d'Étude et de Recherche Scientifiques de Biarritz, et à Madame M. DUMONT pour sa contribution à l'illustration photographique.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBOTT, I.A., 1967 — Studies in the foliose red algae of the Pacific coast. II. *Schizymenia*. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.* 66: 161-174.
- ABÉLARD, C., 1979 — Influence de divers milieux sur la croissance du thalle d'*Apoglossum ruscifolium* (Turner) J. Agardh (Rhodophycées, Cérariales). *Rev. Algol.* 14: 343-357.
- AGARDH, J.G., 1842 — *Algae maris Mediterraneae et Adriaticae*. Paris: X + 164 p.
- AGARDH, J.G., 1876 — Species, genera et ordines algarum, III, *Epicris systematis Flori dearum*. (Lund) Leipzig: 724 p.
- AGARDH, J.G., 1879 — Florideernas morfologi. *Vet. Akad. Handl.* 15: 199 p.
- AJISAKA, T., 1979 — The life history of *Acrotrix pacifica* Okamura et Yamada (Phaeophyta, Chordariales) in culture. *Jap. J. Phycol.* (Sôru) 27: 75-81.
- ARDISSONE, F., 1883 — Phycologia mediterranea. *Mem. Soc. Critt. Italiana* 1: 516 p.
- ARDRÉ, F., 1957 — Florule hivernale de la Ria de Vigo. *Rev. Algol.* 3: 135-146.
- ARDRÉ, F., 1961 — Algues marines rares ou nouvelles pour la côte basque française. *Bull. C.E.R.S. Biarritz* 3: 495-504.
- ARDRÉ, F., 1970 — Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. I. La flore Portugaise *acta biologica (B)* 10: 137-560.
- ARDRÉ, F., 1977 — Sur le cycle du *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh (Némastomacée, Gigartinales). *Rev. Algol.* 12: 73-86.
- ARDRÉ, F., 1978 — Sur les cycles morphologiques du *Gymnogongrus crenulatus* (Turn.) J. Ag. et du *Gymnogongrus devoniensis* (Grev.) Schott. (Gigartinales, Phyllophoracées) en culture. *Rev. Algol.* 13: 151-176.
- AUSTIN, A.P., 1959 — Iron-alum aceto carmine staining for chromosomes and other anatomical features of Rhodophyceae. *Stain Techn.* 34: 69-75.
- AVILA, L.M., 1978 — Presencia de fase crustosa en el ciclo de *Gigartina papillata* de Bahía de Concepcion. *1<sup>er</sup> Sympos algas marinas, Chile, Santiago*, 21-24/11/78: Abstract.
- BAARDSETH, E., 1941 — The marine algae of Tristan da Cunha. Norwegian Sc. exped. to Tristan da Cunha 1937-38. *Oslo* 9: 173 p.
- BATTERS, E.A.L., 1889 — A list of the marine algae of Berwick on Tweed. *Proc. Berwick nat. Club.* 12: 221-392.
- BATTERS, E.A.L., 1902 — A catalogue of the British marine algae. *J. Bot.* 40, Suppl.: 107 p.
- BATTIATO, A. & PONTE, A., 1978 — Osservazioni preliminari sulla flora algale di Pozzillo (Sicilia orientale). *Boll. Acc. Gioenia Sc. Nat. Catania* 13: 71-80.
- BERTHOLD, G., 1884 — Die Cryptonemiaceen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XII. Monogr., Leipzig: 1-27.
- BOILLOFF, A., 1965 — Sur l'alternance de générations hétéromorphes d'une Rhodophycée, *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützinger (Gigartinales, Furcellariacées). *C. R. Acad. Sc. Paris* 261: 4191-4193.



- BOILLOT, A., 1972 - Le cycle de l'*Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützinger (Rhodophycée, Gigartinales). *Soc. bot. Fr. Mémoires* : 275-291.
- BORGESSEN, F., 1929 - Marine algae from the Canary Islands. III Rhodophyceae, part II, Cryptonemales, Gigartinales and Rhodymeniales. *Dansk Vidensk. Selsk. Biol. Meddel.* 8 (1): 1-97.
- BORNET, E., 1892 - Les algues de P.K.A. SCHOUSBOE récoltées au Maroc et dans la Méditerranée de 1815 à 1829. *Mém. Soc. sci. nat. et math. de Cherbourg* 28: 165-376.
- BOUXIN, H. & DIZERBO, A.H., 1971 - Les algues de l'archipel des Glénan (Finistère). *Bot. Rhodonica A*, 10: 199-226.
- CANDIA, A.I. & KIM, D.H., 1977 - Resultados preliminares de los estudios de ciclo de vida de *Gymnogongrus furcellatus* (C. Ag.) J. Ag. (Phyllophoraceae, Gigartinales). *Gayana* 5: 77-78.
- CHEMIN, E., 1930 - Les cellules glandulaires dans les genres *Schizymenia* et *Turnerella*. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 77: 642-653.
- CHEMIN, E., 1937 - Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. gén. Bot.* 49: 205-364.
- CHEN, L.C.M., 1977 - The sporophyte of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (Rhodophyceae, Gigartinales) in culture. *Phycologia* 16, 2: 163-168.
- CHEN, L.C.M., MC LACHLAN, J., NEISH, A.C. & SHACKLOCK, P.F., 1973 - The ratio of kappa to lambda carrageenan in nuclear phases of the rhodophycean algae, *Chondrus crispus* and *Gigartina stellata*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 53: 11-16.
- CHEN, L.C.M., EDELSTEIN, T. & MC LACHLAN, J., 1974 - The life history of *Gigartina stellata* (Stackh.) Batt. (Rhodophyceae, Gigartinales) in culture. *Phycologia* 13: 287-294.
- CHIHARA, M., 1972 - Germination of carpospores of *Pilayella littoralis* and *Schizymenia phymosa* as found in Japan, with special reference to their life history. *Soc. Bot. Fr. Mémoires* : 313-322.
- CODOMIER, L., 1972 - Sur le cycle du *Neurocladon reniforme* (P. et R.) Zanardini (Rhodophycée, Gigartinales). *Soc. bot. Fr. Mémoires* : 293-310.
- CODOMIER, L., 1974 - On the development of a foliose rhodophyte, *Schizymenia dubyi* J. Ag. *VIII Intern. Seaweed Symposium Bangor* 17 24/8/1974: Abstract.
- CODOMIER, L. & GIACCONE, G., 1972 - Sur quelques algues du détroit de Messine et des environs de la Sicile. *Giorn. Bot. Ital.* 106, 6: 339-349.
- CORMACI, M., FURNARI, G. & SCAMMACCA, B., 1976 - Su alcune specie interessanti della flora algale della Sicilia orientale. *Boll. Pesca Pisc. Idrobiol.* 31, 1-2: 177-186.
- CROUAN, P.L. & H.M., 1858 - Note sur quelques algues marines nouvelles de la rade de Brest. *Ann. Sc. nat. 4e série*, 9, 1: 1-7.
- CROUAN, P.L. & H.M., 1867 - Florule du Finistère. Brest : 262 p.
- DANGEARD, P., 1949 - Les algues marines de la côte occidentale du Maroc. *Le Botan.* 34: 89-189.
- DAWSON, E.Y., 1953 - Marine red algae of Pacific Mexico, Part I. *Allan Hancock Pacific Exped.* 17 (1): 1-171.
- DAWSON, E.Y., 1961 - Marine red algae of Pacific Mexico, Part IV. *Pacif. nat.* 2: 191-280.
- DAWSON, E.Y. & NEUSHUL, M., 1966 - New records of marine algae from Anapaca Island, California. *Nov. Hedw.* 12: 173-187.
- DECEW, T. & WEST, J.A., 1977 - Life history relationship between *Gymnogongrus leptophyllus* and *Erythrodermis* (= *Petrocelis*) *haematis*. *Br. Phycol. J.* 12: 118.
- DELÉPINE, R., DELESALLE, B. & LAMBERT, C., 1979 - Sur l'existence d'un terrai-

- sporophyte dans le cycle de la Rhodophycée *Chaetangium fastigiatum* (Bory) J. Ag. aux Iles Kerguelen. *C. R. Acad. Sc. Paris* 289: 595-598.
- DENIZOT, M., 1968 — Les algues floridées encroûtautes (à l'exception des Corallinacées). Paris: 310 p.
- DICKIE, G., 1874 — On the «Algae» of Mauritius. *Linn. J. Bot.* 14: 190-202.
- DION, P. & DELÉPINE, R., 1979 — Cycles de développement de *Gigartina stellata* et *Petrocolis cruenta* (Rhodophyceae, Gigartinales). *Rev. Algol.* 14: 327-341.
- DIXON, P.S., 1963 — The Rhodophyta: some aspects of their biology. *Oceanogr. mar. biol. ann. Rev.* 1: 177-196.
- DIXON, P.S., MURRAY, S.N., RICHARDSON, W.N. & SCOTT, J.L., 1972 — Life history studies in genera of the Cryptonemiales. *Soc. bot. Fr. Mémoires*: 323-332.
- DIXON, P.S., 1973 — Biology of the Rhodophyta. *Univ. rev. bot.* 4: 285 p.
- DIXON, P.S. & IRVINE, L.M., 1977 — Seaweeds of the British Isles. Vol. I, Rhodophyta Part 1. Introduction Nemaliales, Gigartinales. British Museum (Nat. Hist.), London 252 p.
- DIZERBO, A.H. & FLOCH, J.Y., 1971 — Excursion de Bretagne (Brest, 17-22 août 1970). *Bull. soc. Phycol. Fr.* 16: 82-88.
- DONZE, M., 1968 — The algal vegetation of the Ria de Arosa (N.W. Spain). *Blumea* 16: 159-192.
- DUBY, J.E., 1830 — Botanicon gallicum, II, Paris: XLVIII + 1068 p.
- EDELSTEIN, T. & MC LACHLAN, J., 1971 — Further observations on *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carnuchael. *Phycologia* 10: 215-219.
- FARLOW, W.G., 1875 — List of the marine algae of the United States with notes on new or imperfectly known species. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* 10: 351-380.
- FARNHAM, W.F. & FLETCHER, R.L., 1976 — The occurrence of a *Porphyrodiscus similis* Batt phase in the life history of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. *Br. Phycol. J.* 11: 183-190.
- FELDMANN, J., 1942 — Remarques sur les Némastomacées. *Bull. Soc. bot. Fr.* 89: 104-113.
- FELDMANN, J., 1941 — Les algues marines de la côte des Albères. IV Rhodophycées. *Rev. Algol.* 11: 77-100.
- FELDMANN, J., 1954 — Inventaire de la flore marine de Roscoff, Algues, Champignons, Lichens et Spermatophytes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, Suppl. 6: 152 p.
- FELDMANN, J., 1972 — Les problèmes actuels de l'alternance de générations chez les Algues. *Soc. bot. Fr. Mémoires*: 7-38.
- FELDMANN, J. & LAMI, R., 1941 — Flore et végétation marines de la côte basque française. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 88: 123-142.
- FRITSCH, F.E., 1945 — The structure and reproduction of the algae. Vol. II. Cambridge: XVII + 791 p.
- FUNK, G., 1955 — Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel. *Puhl. Stat. Zool. Napoli* 7, Suppl.: 178 p.
- FURNARI, G. & SCAMMACCA, B., 1970 — Flora algale dell'isola Lachea (Golfo di Catania). *Giorn. Bot. Ital.* 104, 3: 137-164.
- FURNARI, G., SCAMMACCA, B., CORMACI, M. & BATTIATO, A., 1977 — Zonazione della vegetazione sommersa dell'isola Lachea (Catania). *Atti IX Congr. Naz. Soc. Ital. Biol. Mar. Ischia*: 245-257.
- HAMEL, G., 1928 — Les algues de Vigo. *Rev. Algol.* 4: 81-95.
- HARVEY, H.W., 1846-1851 — *Phycologia Britannica*. London.
- HOEK, C. Van den & DONZE, M., 1966 — The algal vegetation of the rocky côte basque.

- Bull. C.E.R. S. Biarritz 6: 289-319.
- HUIZING, H.I., RIETEMA, H. & SIETSMA, J.H., 1979 - Cell wall constituents of several siphonous green algae in relation to morphology and taxonomy. *Br. Phycol. J.* 14: 25-32.
- IMPELLIZERI, G., MANGIAFICO, S., ORIENTE, G., PIATTELLI, M., SCIUTO, S., FATTORUSSO, E., MAGNO, S., SANTACROCE, C. & SICA, D., 1975 - Amino acids and low molecular weight carbohydrates of some marine red algae. *Phytochemistry* 14: 1549-1557.
- IRVINE, D.E.G., SMITH, R.M., TITTLE, I., FLETCHER, R.L. & FARNHAM, W.F., 1972 - A survey of the marine algae of Lundy. *Br. Phycol. J.* 7: 119-135.
- KIM, D.H., 1976 - A study of the development of cystocarps and tetrasporangial sori in Gigartinales (Rhodophyta, Gigartinales). *Nov. Hedw.* 27: 1-94.
- KNAGGS, F.W., 1969 - A review of Florideophycidean life histories and of the culture techniques employed in their investigation. *Nov. Hedw.* 18: 293-330.
- KNIEP, H., 1928 - Die Sexualität der Niederen Pflanzen. Jena: I-VI + 546 p.
- KORNMANN, P., 1970 - Eine mutation bei der Siphonalen Grünalge *Derbesia marina* Helgol. Wiss. Meeresunters. 21: 1-8.
- KORNMANN, P. & SAHLING, P.H., 1977 - Meeresalgen von Helgoland Bentische Grün, Braun und Rotalgen. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 29, 1: 289.
- KRAFT, G.T., 1975 - Consideration of the order Cryptoneminales and the families Nemastomataceae and Furcellariaceae (Gigartinales, Rhodophyta) in light of the morphology of *Adelophyton corneum* (J. Agardh) gen. et comb. nov. from southern Australia. *Br. phycol. J.* 10: 279-290.
- KRAFT, G.T. & ABBOTT, I.A., 1971 - *Predaea weldii*, a new species of Rhodophyta from Hawaii, with an evaluation of the genus. *J. Phycol.* 7: 194-202.
- KRAFT, G.T. & JOHN, D.M. - The morphology and ecology of the *Nemastoma* and *Predaea* species (Nemastomataceae, Rhodophyta) from Ghana. *Br. phycol. J.* 11: 331-344.
- KUCKUCK, P., 1912 - Ueber *Platoma bairdii* (Farl.) Kuck. *Wiss. Meeresunters. Helgoland*, N. F. 5: 187-208.
- KÜTZING, P.T., 1843 - *Phycologia generalis*. Leipzig: 458 p.
- KYLIN, H., 1930 - Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Lunds Univ. Arsskr. N. F. Afd. 2*, 26, 6: 5-104.
- KYLIN, H., 1932 - Die Florideenordnung Gigartinales. *Lunds Univ. Arsskr. N. F. Afd. 2*, 28, 8: 5-88.
- KYLIN, H., 1956 - Die Gattungen der Rhodophyceen. *Lund*. XV + 673 p.
- LAMI, R., 1943 - Dragages algologiques dans la région de Pauillac et du Trieux. *Bull. Lab. mar. Dmard* 25: 19-25.
- LANCELOT, A., 1961 - Recherches biologiques et océanographiques sur les végétaux marins des côtes françaises entre la Loire et la Gironde. *Rev. Algol.*, Mém. hors série, 2: 210 p.
- MAGNE, F., 1961a - Sur le cycle cytologique du *Nemahon helminthoides* (Velley) Batters. *C. R. Acad. Sc. Paris* 252: 157-169.
- MAGNE, F., 1961b - Sur la cytologie de deux Rhodophycées considérées jusqu'ici comme à cycle cytologique entièrement haplophasique. *C. R. Acad. Sc. Paris* 252: 4023-4024.
- MAGNE, F., 1964 - Les Rhodophycées à cycle haplophasique existent-elles? *C. R. 4e Congrès Int. des Algues marines, Biarritz 1961*, Pergamon Press: 112-116.
- MAGNE, F., 1967 - Sur le déroulement et le lieu de la méiose chez les Lémanécées (Rhodophycées, Némationales). *C. R. Acad. Sc. Paris* 265: 670-673.

- MAGNE, F., 1972 — Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. *Soc. bot. Fr. Mémoires* : 247-268.
- MAYHOUB, H., 1973 — Cycle de développement de *Calosiphonia vermicularis* (J. Agardh) Schmitz (Rhodophycée, Gigartinales). *C. R. Acad. Sc. Paris* 277: 1137-1146.
- MIRANDA, F., 1931 — Sobre las algas y Cianoficcas del Cantabrico, especialmente de Gyon. *Trab. Mus. Nat. Cienc. Nat., ser. Bot.* 25: 1-106.
- MONTAGNE, C., 1840 — *Phytographia canariensis*. In WEBB, P.B. & BERTHELOT, S., Histoire naturelle des Iles Canaries. T. 3, 2c part., Plantae cellulares. Paris : 197 p.
- MONTAGNE, C., 1849-1850 — Flore d'Algérie, Phyceae. In BORY DE SAINT-VINCENT et DURIEU DE MAISONNEUVE, Exploration scientifique de l'Algérie. Botanique. Paris : 197 p.
- NEWTON, L., 1931 — A handbook of the British seaweeds. London : 478 p.
- NORRIS, J.N. & BUCHER, K.E., 1977 — The genus *Platoma* (Gigartinales, Rhodophyta) with a description of *P. abbottiana* sp. nov. *J. Phycol.* 13: 155-162.
- NORTON, T.A., 1970 — The marine algae of County Wexford, Ireland. *Br. phycol. J.* 5: 257-266.
- NORTON, T.A., ERLING, I.J. & KITCHING, J.A., 1971 — Light and the distribution of organisms in a sea cave. *Fourth europ. Mar. Biol. Sympos. Cambridge* : 409-432.
- OKAMURA, K., 1929-1933 — Icones of Japanese algae. Vol. VI VII. Tokyo.
- PARKE, M. & DIXON, P.S., 1968 — Check-list of British marine algae., second revision *J. mar. biol. Ass. U.K.* 48: 783-832.
- PICKMERE, S.E., PARSONS, M.J. & BAILEY, R.W., 1973 — Composition of *Gigartina* carrageenan in relation to sporophyte and gametophyte stages of the life cycle. *Phytochem.* 12: 2441-2444.
- POLANSHEK, A.R. & WEST, J.A., 1975 — Culture and hybridization studies on *Petrocelis* (Rhodophyta) from Alaska and California. *J. Phycol.* 11: 434-439.
- POLANSHEK, A.R. & WEST, J.A., 1977 — Culture and hybridization studies on *Gigartina papillata* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 13: 141-149.
- ROSENVINGE, L.K., 1909-1931 — The marine algae of Denmark. *Danske Vidensk. Selsk. Skr.*, 2 Række, 7: 630 p.
- RUENESS, J., 1978 — A note on development and reproduction in *Gigartina stellata* (Rhodophyceae, Gigartinales) from Norway. *Br. phycol. J.* 13: 87-90.
- RUSSELL, G., 1968 — List of marine algae from the isles of Scilly. *Br. phycol. J.* 7: 129-135.
- SAUVAGEAU, C., 1897 — Note préliminaire sur les algues marines du Golfe de Gascogne. *J. de Bot.* 11: 166-230.
- SCHMIDT, O.C., 1931 — Die marine Vegetation der Azoren in ihren Grundzügen dargestellt. *Biblioth. Bot.* 102: 1-116.
- SCHMITZ, F., 1889 — Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen. *Flora* 72: 435-456.
- SCHMITZ, F., 1894 — Kleinere Beiträge zur Kenntnis der Florideen, IV. *Nuova Notarisia* 5: 1-28.
- SCHMITZ, F. & HAUPTFLEISCH, P., 1897 — Rhodophyceae. In ENGLER, A. & PRANTL, K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, I, 2, Leipzig: I-XII + 580 p.
- SCIUTO, S., PIATTELLI, M., CHILLEMI, R., FURNARI, G., & CORMACI, M., 1979 — The implication of *Haematocelis rubens* J. Agardh in the life history of *Schizymenia dubyi* (Chauvin) J. Agardh (Rhodophyta, Gigartinales): a chemical study. *Phycologia* 18, 3: 296-302.
- SEOANE-CAMBA, J., 1957 — Algas superiores de las rias bajas gallegas. *Inv. Pesqu.* 8: 15-28.

- SMITH, G.M., 1944 — Marine algae of the Monterey Peninsula, California. *Stanford Univ. Press* : VII + 622 p.
- SMITH, G.M. & HOLLENBERG, G.J., 1943 — On some Rhodophyceae from the Monterey Peninsula, California. *Amer. J. Bot.* 30: 211-222.
- SOUTH, G.R., HOOPER, R.G. & IRVINE, L.M., 1972 — The life history of *Turnerella pemmyi* (Harv.) Schmitz. *Br. phycol. J.* 7: 221-233.
- STOSCH, H.A. von, 1964 — Wirkungen von Iod und Arsenit auf Meeresalgen Kultur. C. R. 4e Congrès Int. des Algues Marines, Biarritz 1961. Pergamon Press : 143-150.
- TOKIDA, J. & MASAKI, T., 1959 — Studies on the reproductive organs of red algae, III. On the structure and development of female organs in *Schizymenia dubyi*, *Gymnogongrus flabelliformis* and *Rhodymema pertusa*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 10, 2: 87-96.
- TRELEASE, W., 1897 — Botanical observations on the Azores. *Ann. Rep. Michig. bot. Gard.* 8: 77-220.
- UMESAKI, I., 1974 — The life history of *Nemastoma nakamurae* Yendo (Nemastomataceae, Rhodophyta) in culture. *J. Jap. Bot.* 49, 11: 346-352.
- VAN DER MEER, J.P. & TODD, E.R., 1977 — Genetics of *Gracilaria* sp. (Rhodophyceae, Gigartinales). IV. Mitotic recombination and its relationship to mixed phases in the life history. *Can. J. Bot.* 55: 2810-2817.
- WATLING, R., IRVINE, L.M. & NORTON, T.A., 1970 — The marine algae of St Kilda. *Trans. Bot. Soc. Edinb.* 41: 31-42.
- WEST, J.A., 1972 — The life history of *Petrocelis franciscana*. *Br. phycol. J.* 7: 299-308.
- WEST, J.A. & POLANSHEK, A.R., 1972 — A *Gigartina* species with crustose tetrasporophyte. *J. Phycol.* 8, suppl.: 11.
- WEST, J.A. & POLANSHEK, A.R., 1975 — Culture studies on *Petrocelis cruenta* and *Gigartina stellata* (Rhodophyta) from the north Atlantic. *J. Phycol.* 11, suppl.: 17.
- WEST, J.A., POLANSHEK, A.R. & GUIRY, M.D., 1977 — The life history in culture of *Petrocelis cruenta* J. Ag. (Rhodophyta) from Ireland. *Br. Phycol. J.* 12: 45-53.
- WEST, J.A., POLANSHEK, A.R. & SHEVLIN, D.E., 1978 — Field and culture studies on *Gigartina agardhii* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 14: 416-426.

## LÉGENDE DES FIGURES

Planche 1. — 1 à 6: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978. — 1 à 3: différentes étapes de la formation du rameau carpogonial. — 4: rameau carpogonial. — 5 et 6. début du développement du carposporophyte (dans la fig. 6, la cellule support présente une cellule stérile qui n'a pas été figurée). — c1, c2: cellules du rameau carpogonial; ca. carpogone, ou emplacement du carpogone; cs: cellule support, cv: cellule végétative basale du rameau frère du rameau carpogonial; cvf: cellule végétative basale du rameau frère après sa fusion avec le carpogone; cvs: cellule végétative basale du rameau frère après l'établissement d'une connexion synaptique avec le carpogone; fj: filament de jonction, ic: initiale du rameau carpogonial; rfc: rameau frère du rameau carpogonial; st: cellule stérile; t: trichogyne. — La cellule support, le rameau carpogonial, les cellules végétatives basales des deux rameaux frères du rameau carpogonial après l'établissement des connexions avec le carpogone, et les filaments de jonction, sont couverts d'un pointillé. — 1, 2, 5 et 6 sont à l'échelle A; 3 et 4, sont à l'échelle B.

Planche 2. — 7 à 12: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978. — 7 à 11: différentes étapes de la formation du gonimoblaste. — 12: début du développement du carposporophyte (la cellule support présente un rameau stérile de deux cellules qui n'a pas été figuré; thalle générateur des carpospores mises en culture). — ax: cellule auxiliaire; fjp: filament de jonction centrifuge; fjp: filament de jonction centripète; g: gonimoblaste; mg: cellule mère du gonimoblaste; s: spermaties; pour les autres abréviations, se reporter à la Pl. 1. — La cellule auxiliaire, la cellule mère du gonimoblaste, le gonimoblaste, et les filaments de jonction, sont couverts d'un pointillé. L'échelle est valable pour toutes les figures.

Planche 3. — 13 à 27: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978. — 13 à 15: cellules sécrétrices, vues en surface (13), et de profil (14 et 15). — 16: spermaties. — 17, 18, 24 et 25: exemples de quelques rameaux carposogoniaux. — 19: stade juvénile de la formation d'un rameau carposogonial (cf. Pl. 1, fig. 1). — 20: jeune rameau carposogonial dont le trichogyne est à peine développé. — 21: début du développement du carposporophyte (cf. Pl. 1, fig. 5). — 22 et 27: développement du gonimoblaste (thalle générateur des carpospores mises en culture). — 23: gonimoblaste présentant des carpospores mûres (thalle générateur des carpospores mises en culture). — 26: cellule auxiliaire. — c: carpospores; pour les autres abréviations, se reporter aux Pl. 1 et 2. — 16 à 21 et 24 à 27: coloration au bleu d'aniline; 23: coloration au carmin acétique. — Toutes les échelles représentent 50  $\mu$ m, sauf dans la fig. 16 où elle représente 25  $\mu$ m.

Planche 4. — 28 à 36: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978; matériel en culture. — 28: premières divisions de carpospores au bout de 3 jours. — 29 et 30: aspects de quelques filaments. — 31 à 36: thalles encroûtants; 31 et 34: coupes transversales au niveau de la marge (dans la fig. 34 la marge est repliée sous l'hypothalle); 32: face inférieure avec rhizoïdes au niveau de la marge; 33: coupe transversale dans laquelle des synapses secondaires sont visibles (flèches); 35: face inférieure avec des rhizoïdes dont certains sont organisés en pseudo-disque; 36: coupe transversale radiale avec feutrage de rhizoïdes. — i: initiale; th: rhizoïdes. — 33 et 35: matériel fixé et coloré au bleu d'aniline. — Toutes les échelles représentent 50  $\mu$ m.

Planche 5. — 37 et 38: *Schizymenia dubyi*, Biarritz, juin 1978; matériel en culture, coupes transversales radiales de thalles rampants (matériel fixé); au niveau de la marge (38), dans une portion plus âgée (37). — 39 51: *Haematocelis rubens*, Hendaye, octobre 1976. — 39, tétrasporocyste (thalle générateur des tétraspores mises en culture; coloration au carmin acétique). — 40 à 51: matériel en culture. — 40: premières divisions de tétraspores au bout de 3 jours. — 41 et 42: germinations âgées de 3 semaines. — 43 à 45: aspects de quelques filaments. — 46 et 51: thalle encroûtant, âgé de 14 mois, présentant trois jeunes bourgeonnements de frondes dressées, en vue de surface (46), et en coupe passant par deux des bourgeonnements (51). — 47 à 50: frondes dressées; 49: frondes nées, après 18 mois de culture, sur une germination massive; 47 et 48: frondes nées, après 22 mois de culture, sur un disque (47), et sur des germinations massives (48); 50: nouvelles frondes se formant sur la marge d'un disque. — Dans les fig. 37, 38, 41 à 43, 45 et 51, les échelles représentent 50  $\mu$ m; dans les fig. 39, 40 et 44, elles représentent 25  $\mu$ m; dans les fig. 46, 49 et 50, elles représentent 1 mm; dans les fig. 47 et 48, elles représentent 5 mm.

Planche 6. — 52 à 59: *Haematocelis rubens*, Hendaye, octobre 1976; matériel en culture. — 52 à 57: coupes transversales radiales de divers thalles encroûtants présentant des pousses dressées; 52: au niveau d'un jeune bourgeonnement; 53: au niveau de la marge; 55 et 57: dans des portions un peu plus âgées (la marge se situe à droite); 54 et 56: au niveau d'une fronde dressée de 100  $\mu$ m environ, dans la zone tangentielle (54), dans la zone médiane de celle-ci (56). — 58: coupe transversale d'une fronde. — 59: coupe longitudinale d'une fronde passant par la zone apicale. — sc: cellule sécrétrice. — Dans les fig. 53, 55 et 57, les flèches en trait plein signalent la petite cellule portée au pôle postérieur de chaque cellule hypothallienne, certaines sont fusionnées avec la cellule de base de la filie périthallienne.

antérieure poérée par la cellule hypothalienne plus âgée; dans la fig. 57, la flèche en pointillé signale une synapse secondaire à un autre niveau des files périthaliennes. — 52: matériel fixé; 53 à 57: matériel fixé et coloré au bleu d'aniline. — Toutes les échelles représentent 50  $\mu$ m.

Planche 7. — 60 à 62: *Haematocelis rubens*, Hendaye, octobre 1976; matériel en culture. — 60: coupe transversale radiale d'un thalle encroûtant avec quelques rhizoïdes au niveau de la marge — 62: surface d'une fronde et aspect de quelques cellules sécrétrices. — 63, 65 à 67: *Platoma cyclocolpa* (Mont.) Schmitz, Type (*Halymenia cyclocolpa* Montagne; herb. Montagne); cellules sécrétrices vues en surface où elles sont difficilement discernables (63), et de profil (65 à 67) où elles apparaissent intercalaires et localisées dans la couche profonde du cortex. — 64, 68 et 69: *Nemastoma dichotoma* J. Agardh (Trieste, Communicat. ex Herbario J.G. Agardh; herb. Gén.); cellules sécrétrices vues en surface (64), et de profil (68 et 69). — 68 et 69: coloration au bleu d'aniline. — Toutes les échelles représentent 50  $\mu$ m; les fig. 63 à 66, 68 et 69, sont à l'échelle A; la fig. 67 est à l'échelle B.

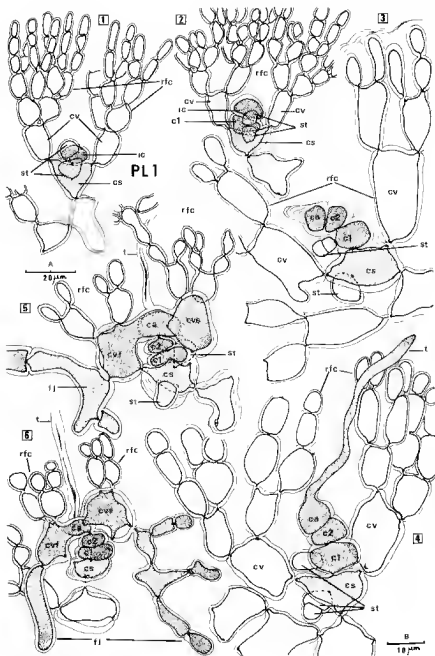


Planche 1



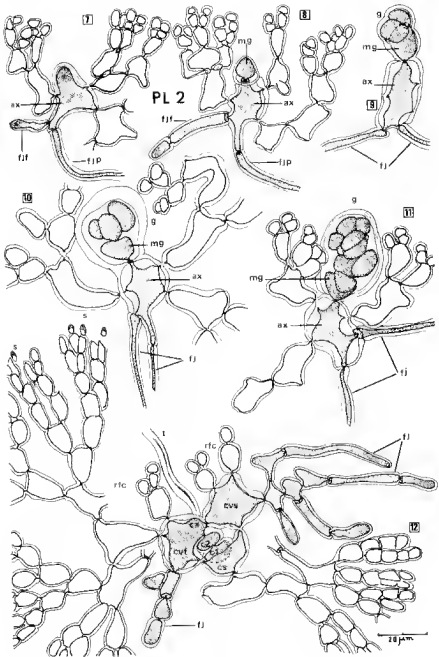


Planche 2

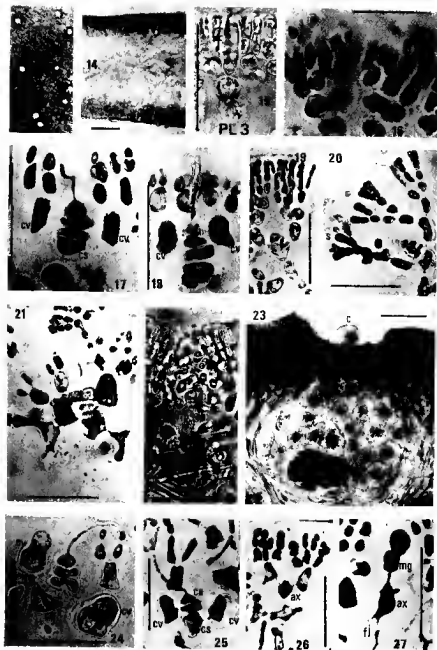


Planche 3



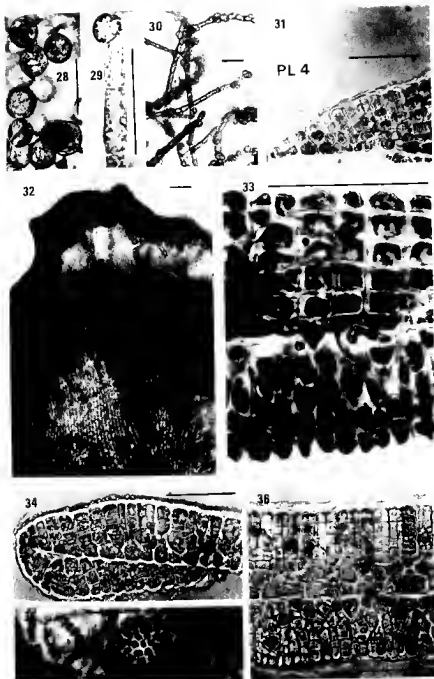


Planche 4



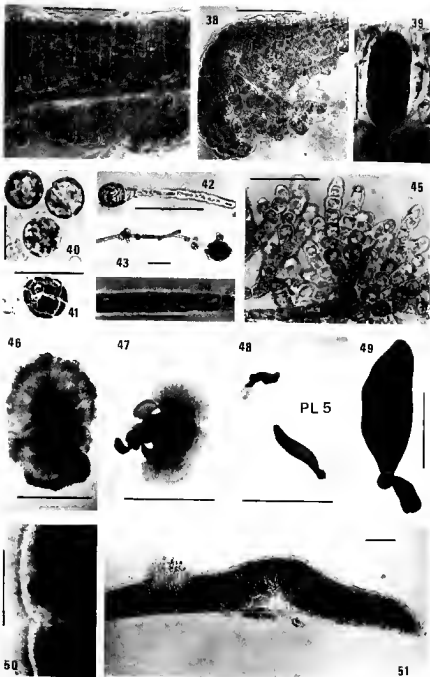
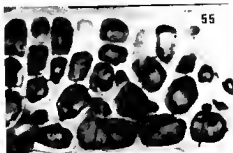


Planche 5



54

PL 6



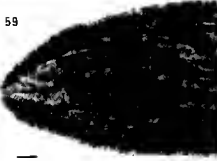
56



57



58



59

Planche 6



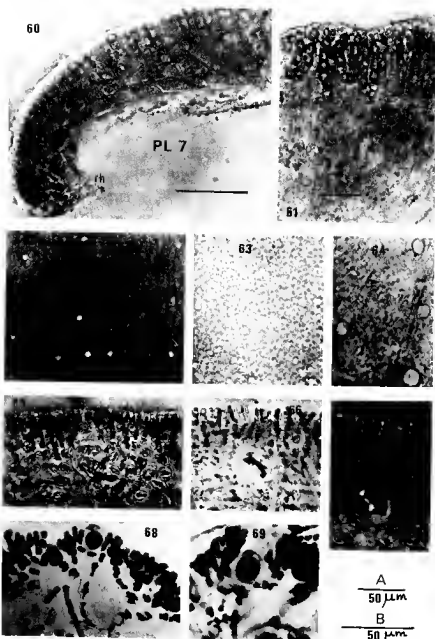


Planche 7

# TROIS NOUVELLES ESPÈCES D'UROSPORA À CELLULES UNINUCLÉÉES SUR LES CÔTES DE BRETAGNE

Y. BERGER-PERROT\*

RÉSUMÉ. — Trois nouvelles espèces de Chlorophycées ayant à la fois des caractères d'*Ulothrix* et d'*Urospora* ont été découvertes sur les côtes de Bretagne, et rapportées provisoirement au genre *Urospora* dans lequel elles constituent un groupe nouveau. La position taxinomique de ces trois espèces, les affinités des genres *Ulothrix* et *Urospora* ainsi que celles des Ulotrichales et des Acrosiphoniales sont discutées.

SUMMARY. — Three new species of Chlorophyceae having characters of both *Ulothrix* and *Urospora* have been discovered on the Brittany coast and momentarily attributed to the genus *Urospora* in which they constitute a new group. The taxonomic position of these three species, the affinities of the genus *Ulothrix* and *Urospora* as well as those of the Ulotrichales and Acrosiphoniales are discussed.

## INTRODUCTION

Créé par Areschoug en 1866, étudié ensuite par de nombreux auteurs (HAGEM, 1908; FRYE et ZELLER, 1915; HART, 1928; JORDE, 1933; KORN MANN, 1961, 1966 a et b; HANIC, 1965) le genre *Urospora* est actuellement caractérisé de la façon suivante :

Chlorophycées filamenteuses, non ramifiées, munies d'un appareil de fixation formé de une ou plusieurs cellules rhizoïdales; cellules des filaments renfermant une grande vacuole centrale, un chloroplaste pariétal en manchon continu à l'état jeune, perforé à l'état adulte, muni de plusieurs pyrénoïdes de type polypyramidal, et un cytoplasme périphérique à plusieurs noyaux pariétaux.

Les modalités de la reproduction sont bien connues : la reproduction asexuée des filaments est assurée par des zoospores quadriflagellées de forme typique, c'est-à-dire acuminées à leur pôle postérieur. Elles donnent naissance soit à de nouvelles plantes filamenteuses de taille normale, soit dans certains cas à des

\* Station biologique de Roscoff, 29211 Roscoff, France.  
*Cryptogamie, Algologie*, 1980, 1, 2: 141-160.

plantes naines. La reproduction sexuée fait intervenir au cours d'un cycle digénétique hétéromorphe, des gamètes biflagellés acuminés ou non, engendrés par des gamétophytes filamenteux, et des zoospores méiotiques quadriflagellées acuminées, engendrées par des sporophytes unicellulaires de type *Codiolum*. Les gamètes qui se développent parthénogénétiquement donnent naissance à une génération codioloïde qui en sporulant reproduit la génération gamétophytique.

Selon les conceptions des auteurs, le genre *Urospora* a eu des positions systématiques variables et encore discutées. Il appartenait autrefois à la famille des Cladophoracées, avant d'être placé par JÖNSSON (1959 b) dans sa nouvelle famille des Acrosiphoniacées et par DEN HARTOG (1959) dans celle des Codiolacées. KORNMANN le range d'abord dans le grand Ordre des Ulotrichales qu'il redéfinit lui-même (1963 a), puis dans celui des Codiolales (1973, 1977).

Une étude approfondie du genre *Ulothrix* sur les côtes bretonnes, nous a conduit à découvrir un *Urospora* à cellules uninucléées possédant un plaste de type *Ulothrix*, et correspondant en tous points à l'espèce décrite par KORNMANN (1961) à Heligoland, et nommé à tort *Urospora speciosa* (Carm.) Leblond ex Hamel (BERGER-PERROT, 1980 b). Le caractère uninucléé des cellules que KORNMANN ne souligne pas dans sa description est cependant visible sur la préparation no 384 qu'il en a gardée. Pour résoudre ce problème taxinomique complexe nous avons consulté de nombreuses collections d'herbier (BERGER-PERROT, 1980 a) et comparé nos échantillons avec ceux d'Heligoland gracieusement communiqués par le Prof. P. KORNMANN. Au terme de ces comparaisons, et afin d'éviter que se perpétuent les confusions entre *Ulothrix speciosa* et cet *Urospora* à cellules uninucléées, nous avons adopté pour ce dernier la nouvelle dénomination suivante : *Urospora kornmannii* Berger-Perrot.

Dans son étude des *Urospora* et *Codiolum* des côtes sud de Colombie britannique, HANIC (1965) mentionne pour la première fois la présence de cellules uninucléées chez un *Urospora* qu'il appelle *U. speciosa* Carm. Leblond ex Hamel, et qui correspond à l'espèce que nous nommons *U. kornmannii*. HANIC (loc. cit.) hésite à trancher le problème taxinomique de cette espèce, sans une étude plus complète de la reproduction dont il observe la partie la plus caractéristique : les zoospores directes quadriflagellées acuminées. Quoiqu'il en soit, l'auteur pressent, dans sa discussion, l'existence d'*Urospora* à cellules uninucléées.

Or, nos recherches sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique nous ayant permis de découvrir deux autres espèces d'*Urospora* dont les cellules sont également uninucléées et dont le plaste est de type *Ulothrix*, nous pouvons confirmer l'existence, au sein du genre *Urospora*, de deux groupes d'espèces, distincts l'un de l'autre par le nombre de noyaux renfermés dans les cellules des filaments, et la forme du plaste.

Au cours du présent travail, nous rappellerons brièvement les caractéristiques essentielles d'*U. kornmannii* qui a déjà fait l'objet de descriptions détaillées (BERGER-PERROT, 1980 a et b); deux autres espèces qui n'ont pu être rapportées à aucun *Urospora* actuellement connu, sont décrites de façon plus complète. Une diagnose latine est fournie pour les trois espèces.

L'importance de la découverte d'*Urospora* à cellules uninucléées tant sur le plan systématique (redéfinition du genre *Urospora*, ou création d'un genre



nouveau) que phylogénétique (révision du contenu de l'Ordre des Acrosiphoniales, et affinités de ces *Urospora* avec les Ulotrichales) est discutée.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les trois espèces étudiées ont été récoltées dans différentes stations le long des côtes de la Manche et de l'Atlantique, tant en modes battus qu'en modes calmes, ce sont respectivement : pour *Urospora kornmannii* : Térénez, Roscoff, rade de Brest; pour *U. intermedia* : rade de Brest; pour *U. gracilis* : Plouguerneau, Beg en Fry, Roscoff, rade de Brest. Ces espèces vivent, de l'automne à la fin du printemps, au niveau de l'étage littoral inférieur et même au-delà, sur les roches battues, les bouées, les lignes de flottaison des bateaux ancrés à basse mer. Leur observation a été suivie aussi bien dans la nature qu'en cultures unialgales.

Nous avons publié antérieurement (BERGER-PERROT, 1980 b et c) les techniques de culture, ainsi que les méthodes de fixations et de colorations employées en microscopie photonique et en microscopie électronique.

## RÉSULTATS

### *UROSPORA KORNMANII*

#### 1) Écologie

Cette espèce qui correspond à l'*Urospora speciosa* décrit par KORNMANN à Hélioland, vit le plus souvent sur les bouées et la ligne de flottaison des bateaux ancrés à basse mer. Elle apparaît sporadiquement de novembre à avril, et toujours en faible abondance.

#### 2) Morphologie

Les filaments qui s'amincissent à l'apex sont larges de 20 à 40  $\mu\text{m}$  dans la région moyenne et se fixent à la base par un système rhizoïdal complexe constitué d'un rhizoïde basal et de nombreux rhizoïdes latéraux.

#### 3) Cytologie

La paroi des filaments est lisse et épaisse de 2 à 5  $\mu\text{m}$ . Les cellules 5-15  $\mu\text{m}$  x 20-35  $\mu\text{m}$  renferment un chloroplaste en forme de lame pariétale pourvue de digitations internes, non fermée dans les cellules jeunes, fermée dans les cellules adultes, et portant 1 à 5 pyrénoides polypyramidaux qui par leurs caractères ultrastructuraux se rattachent au type *Urospora* (BERGER-PERROT et THOMAS, 1980); les pyrénoides contiennent des vésiculisations plus ou moins ramifiées et des granules osmiophiles épars.

#### 4) Reproduction

La reproduction asexuée (de novembre à avril) est assurée par d'abondantes zoospores quadriflagellées, acuminées à leur pôle postérieur et plus ou moins arrondies à leur pôle antérieur.

La reproduction sexuée (de mars à avril) se fait à l'aide de petits gamètes ovales et isogames. Les zygotes se développent en sporophytes unicellulaires coccoïdes, dépourvus de stipe ou à stipe très court; à maturité, les sporophytes donnent naissance à des zoospores méiotiques quadriflagellées et plus ou moins acuminées.

### 5) Diagnose

Filaments larges (20 à 40  $\mu\text{m}$  de diamètre) vert sombre, nettement distincts par leur largeur d'*U. intermedia* et *U. gracilis*.

Appareil de fixation constitué d'un rhizoïde basal et de nombreux rhizoïdes latéraux.

Cellules (5-15  $\mu\text{m}$  x 20-35  $\mu\text{m}$ ) uninucléées et pourvues d'un chloroplaste pariétal portant 1 à 5 pyrénoides, en forme d'anneau ouvert dans les cellules jeunes et d'anneau fermé dans les cellules âgées.

Reproduction asexuée par zoospores directes quadriflagellées.

Reproduction sexuée par planogamètes isogames ovoïdes (6-8  $\mu\text{m}$  x 2-4  $\mu\text{m}$ ) nés dans des gamétophytes filamenteux, et zoospores quadriflagellées acuminées (8-12  $\mu\text{m}$  x 5-7  $\mu\text{m}$ ) nées dans des sporophytes coccoïdes non stipités mesurant de 40 à 50  $\mu\text{m}$  de diamètre.

Vit le plus souvent au niveau du littoral inférieur sur les bouées et les lignes de flottaison des bateaux.

*Viridia umbrosa filamenta lata sunt (20 usque ad 40  $\mu\text{m}$ ) et lato ex Urospora intermedia et Urospora gracilis distincta sunt.*

*Appariculum figandum basis rhizoïdo et multis lateralibus rhizoïdis constitutum est.*

*Cellulae (5-15  $\mu\text{m}$  x 20-35  $\mu\text{m}$ ) unum nucleum habent et parietali chloroplasto providedae sunt, qui unum usque ad quinque pyrenoidos fert, qui apert circuiti formam in juvenilibus cellulis et clausi circuiti formam in veteribus cellulis habent.*

*Asexo modo zoosporis directis se productunt, qui quattuor flagella (8-10 (12)  $\mu\text{m}$  x 5-6  $\mu\text{m}$ ) cum posteriore acuminato polo (puncta cum 5  $\mu\text{m}$  usque ad 6  $\mu\text{m}$  longa) et cum potius rotundo anteriore polo habent.*

*Sexo modo isogamis ovoïdis (6-8  $\mu\text{m}$  x 2-4  $\mu\text{m}$ ) se productunt, qui in filamentis gametophytis nactis sunt, et zoosporis acuminatis (8-12  $\mu\text{m}$  x 5-7  $\mu\text{m}$ ), qui quattuor flagella habent et qui in coccoïdis non stipitis sporophytis nacti sunt (diametrus : 40 usque ad 50  $\mu\text{m}$ ).*

*Habitant ad infra maris superficiem, saepissime baukis et navium fluctionis lineis.*

Holotypus n° 384, 24. 02. 1961, Kornmann, Heligoland, Herb. Helgol.

Paratypus n° T1, 25. 01. 1975, Baie de Morlaix, France, Y. Berger-Perrot. Legit in Herb. Crypt. Mus. Paris.

## UROSPORA INTERMEDIA

### 1) Écologie

Cette espèce a été découverte sur des bouées immergées à très basse mer en

rade de Brest, mêlée à des populations d'*Urospora kormmannii* et d'*Urospora mirabilis* dont elle se distingue nettement par son aspect, et ses dimensions plus réduites. Elle vit essentiellement au niveau inférieur de l'étage littoral, ou même dans l'infra-littoral où elle apparaît chaque année à l'automne au cours des mois d'octobre ou novembre. Elle s'y maintient durant tout l'hiver et jusqu'au printemps. Elle se raréfie durant les mois d'avril et de mai, pour disparaître complètement à la fin du printemps ou au début de l'été. Jusqu'à présent, elle a été recherchée sans succès hors de la rade de Brest, dans des stations écologiques pourtant identiques.

## 2) Morphologie

Elle se présente sous forme de filaments fins, mous, vert clair et mesurant 1 à 2 cm de long, et 12 à 18  $\mu\text{m}$  de diamètre (Fig. 2). Ils sont légèrement plus étroits au sommet, où ils se terminent par une cellule apicale arrondie (Fig. 1), et sont fixés au substrat par la cellule basale de 10 à 25  $\mu\text{m}$  de long s'étalant en une petite expansion discoïdale. Des rhizoïdes latéraux descendants sont parfois émis par les cellules sous-jacentes (Fig. 4). La paroi des filaments est lisse et relativement mince (2  $\mu\text{m}$  d'épaisseur environ). Les cellules qui composent les filaments sont plus larges que longues. Leurs dimensions varient de 5 à 14  $\mu\text{m}$  en longueur et de 10 à 16  $\mu\text{m}$  en largeur.

## 3) Cytologie

Les cellules renferment un chloroplaste de type *Ulothrix* à bords lobés et dentés, en forme de lame pariétale ouverte dans les cellules jeunes et en anneau complètement fermé avec des digitations internes dans les cellules plus âgées; même lorsqu'il entoure complètement la cellule, le plaste ne présente jamais de perforations.

Le nombre de pyrénoides varie avec l'âge de la cellule : le plus souvent un seul gros pyrénouïde dans les cellules jeunes, de 2 à 4 pyrénoides dans les cellules plus âgées (Fig. 3). Après fixation et coloration par l'hématoxyline ferrique de Regaud, ces pyrénoides apparaissent identiques à ceux observés chez l'*Urospora kormmannii* (BERGER-PERROT 1980 b). Ils sont formés d'un pyrénosome apparaissant comme une masse centrale très sidérophile qui, dans les cellules âgées, évolue souvent vers un type étoilé ou pulvérisé en granules. Chaque cellule se caractérise par la présence d'un seul noyau, central ou le plus souvent latéral, mesurant de 3 à 5  $\mu\text{m}$  de diamètre et pourvu d'un gros nucléole. Le noyau se divise seulement lorsqu'intervient la division cellulaire et au moment de la transformation des cellules en sporocystes; par ailleurs, à tous les stades de la vie végétative, les cellules sont uninucléées (Fig. 3).

## 4) Reproduction

Peu de temps après son apparition à l'automne, et tout au long des mois durant lesquels cette espèce peut être récoltée dans la nature, ses filaments sont le siège d'une abondante sporogénèse. Toutes les cellules des filaments peuvent se transformer en sporocystes dont la couleur demeure bien verte. Ils apparaissent d'abord dans la région apicale puis dans la région moyenne

des filaments. Sensiblement de même taille que les cellules végétatives, parfois un peu plus larges et plus arrondis, ils mesurent environ  $8-18\text{ }\mu\text{m} \times 18-20\text{ }\mu\text{m}$ , et engendrent des zoospores quadriflagellées de  $8-12\text{ }\mu\text{m}$  de long sur  $4-5\text{ }\mu\text{m}$  de large (Fig. 5).

Ces zoospores sont émises, soit toutes ensemble dans une vésicule hyaline faisant saillie au niveau d'une simple déchirure latérale du sporocyste, soit par petits groupes de trois ou quatre spores, qui se libèrent au contact du milieu ambiant dès que les flagelles deviennent mobiles. Lorsque les zoospores ne parviennent pas à se libérer, ce qui est fréquent, elles germent *in situ* (Fig. 8). De type *Urospora*, elles possèdent une pointe postérieure effilée longue ici de  $4-5\text{ }\mu\text{m}$  environ. Leur extrémité antérieure est assez arrondie, à papille peu visible, comme chez *U. kormmannii*, et moins pyramidale que chez les *Urospora* à cellules plurinucléées décrits jusqu'ici. Chaque zoospore renferme à son pôle postérieur un chloroplaste pariétal en forme de coupe, denté sur le bord, portant un pyrénoïde mais dépourvu de stigma (Fig. 6).

Après une nage active, les zoospores se fixent au substrat par leur extrémité apicale, s'arrondissent et perdent leurs 4 flagelles, grossissent, s'allongent à un pôle sous forme d'une expansion rhizoïdale qui deviendra la cellule basale d'un nouveau filament. Par le jeu de divisions cellulaires successives dans le plan perpendiculaire à l'axe d'allongement des spores, prennent naissance de nouvelles plantes filamenteuses identiques aux plantes-mères (Fig. 7). Très souvent, parmi les plantules obtenues en culture, celles qui demeurent flottantes possèdent pour tout appareil de fixation, un simple rhizoïde basal. Il faut remarquer que la production de zoospores directes est stimulée en jours courts (6 à 8 h de lumière par 24 h) sous une température variant de  $8^{\circ}$  à  $12^{\circ}\text{C}$ .

Aucun autre type de reproduction directe n'a été observé chez cette espèce, en particulier aucune formation de propagules ou d'aplanospores.

De même, la reproduction sexuée n'a jamais été vue, et on peut se demander si l'*U. intermedia* a perdu la possibilité de se reproduire sexuellement, du moins sur nos côtes. En effet, nous avons observé cette espèce pendant plusieurs années consécutives, d'une part dans la nature, d'autre part en culture où elle a été soumise à différentes conditions de température et de photopériode, mais, jusqu'à présent, la gamétogenèse n'a jamais pu être induite.

## 5) Diagnose

Filaments fins ( $12$  à  $18\text{ }\mu\text{m}$  de diamètre) vert-jaune, plus étroits que ceux d'*U. kormmannii* mais plus larges que ceux d'*U. gracilis*. Appareil de fixation constitué à la fois par la cellule basale étalée en disque (contrairement à *U. k.*) et par des rhizoïdes latéraux nés des cellules suprabasales (contrairement à *U. g.*).

Cellules ( $5-14\text{ }\mu\text{m} \times 10-16\text{ }\mu\text{m}$ ) uninucléées et pourvues d'un chloroplaste pariétal portant 1 à 4 pyrénoïdes, en forme d'anneau ouvert dans les cellules jeunes et d'anneau fermé dans les cellules âgées.

Reproduction asexuée par zoospores directes quadriflagellées ( $8-12\text{ }\mu\text{m} \times 4-5\text{ }\mu\text{m}$ ) à pôle postérieur acuminé (pointe de 4 à  $5\text{ }\mu\text{m}$  de long) et pôle antérieur arrondi pourvu d'une papille peu visible. Reproduction sexuée inconnue.

Espèce vivant exclusivement sur les substrats flottants au niveau de l'étage littoral inférieur.

*Viridia et gabina filamenta tenuia sunt (diametrus : 12 usque ad 18  $\mu$ m) et angustiora quam haec U. kornmannii sunt sed latior quam haec U. gracilis.*

*Appariculum figandum et basis cellula jacitura cum disci forma (contra U. kornmannii) et lateralibus rhizoïdis constitutum est, qui in suprabasis cellulis nacti sunt (contra U. gracilis).*

*Cellulae (5-14  $\mu$ m  $\times$  10-16  $\mu$ m) unum nuceum habent et parietali chloroplasto providae sunt qui unum usque ad quattuor pyrenoidos fert, qui aperti circuli formam in juvenilibus cellulis et clausi circuli formam in veteribus cellulis habent.*

*Asexo modo zoosporis directis se productunt, qui quattuor flagella (8-12  $\mu$ m  $\times$  4-5  $\mu$ m) cum posteriore acuminato polo (puncta cum 4 usque ad 5  $\mu$ m longa) et cum rotunda anteriore polo habent.*

*Incognito sexo modo se productunt.*

*Habitant solum in substratis fluctuantis ad infra maris superficiem.*

Holotypus n° B2, 12. 03. 1976, rade de Brest, France, Y. Berger-Perrot. Legit in Herb. Crypt. Mus. Paris.

## UROSPORA GRACILIS

### 1) Écologie

*Urospora gracilis* a été découvert pour la première fois sur les côtes nord de la Manche, à Plougucneau, dans le bas niveau de l'étage littoral en mode battu; l'espèce a été retrouvée fréquemment dans des stations identiques à Beg an Fry, à Roscoff (pointe de Blocon, Ile Verte) et en rade de Brest. Elle affectionne surtout le bas niveau de l'étage littoral en modes battus où on la rencontre toujours fixée à des substrats durs : rochers, blocs de ciment, coquilles de patelles, de littorines ou d'autres gastéropodes, mais elle peut se trouver dans des zones plus calmes, en particulier sur des bouées et des barques ancrées au niveau de la mi-marée comme c'est le cas en rade de Brest. Elle n'a jamais été trouvée en épiphyte sur d'autres algues. Elle apparaît dans la nature au cours des mois de novembre et décembre, et est très abondante en janvier-février. Elle peut se maintenir encore au printemps jusqu'aux mois de mars-avril pour disparaître ensuite.

### 2) Morphologie

Les filaments grêles (8 à 14  $\mu$ m de large) et courts (environ 1 cm de long) tapissent le substrat d'un duvet fin, de couleur vert intense. Leur paroi est mince et, hormis un léger rétrécissement dans la zone basale, leur diamètre est sensiblement uniforme (Figs 9, 10, 11, 12, 13). La fixation est assurée par une simple cellule basale de 12 à 25  $\mu$ m de long et s'étalant sur le substrat sous forme d'une expansion discoïdale (Fig. 13). Contrairement aux deux autres espèces envisagées ici, *U. gracilis* n'est pourvu d'aucun rhizoïde latéral descendant. On peut observer la formation de rhizoïdes internes à l'emplacement de cellules mortes (Fig. 12), ou encore la fusion de la cellule basale et de la cellule sus-jacente. Les cellules, souvent plus hautes que larges, parfois isodiamétriques,

mesurent 5 à 12  $\mu\text{m}$  de long et 7 à 10  $\mu\text{m}$  de large. Cette espèce présente une très grande ressemblance avec *Ulothrix subflaccida* Wille avec laquelle elle peut d'ailleurs être confondue si l'on s'en tient aux seuls critères morphologiques.

### 3) Cytologie

Comme chez les espèces précédentes, la cytologie est de type *Ulothrix*. Les cellules renferment un chloroplaste pariétal en anneau non fermé, ne recouvrant pas toute la paroi cellulaire et dont les bords sont lobés et même finement dentés (ou incisés). Ce plaste, qui peut être complètement fermé dans les cellules âgées, porte généralement un seul gros pyrénioïde entouré de grains d'amidon (Figs 9 à 13). On peut en compter deux mais rarement plus dans les cellules allongées. Les cellules renferment toutes un seul noyau assez gros de 3 à 8  $\mu\text{m}$  de diamètre le plus souvent en position latérale, rarement centrale (Fig. 14). Une étude ultrastructurale a révélé, comme chez *U. kornmannii*, un pyrénioïde de type *Urospora* (BERGER-PERROT et THOMAS, 1980).

### 4) Reproduction

#### a) Zoospores directes quadriflagellées

Du mois de janvier au mois d'avril, les filaments différencient de nombreux sporocystes qui apparaissent d'abord dans la région sommitale. Toutes les cellules des filaments, sauf la cellule basale, peuvent ainsi sporuler. A peine plus allongés et plus larges que les cellules végétatives, les sporocystes mesurent 10 à 18  $\mu\text{m}$  de long sur 8 à 15  $\mu\text{m}$  de large et renferment, selon leur taille, de 4 à 12 zoospores (Fig. 15). Au moment où vont se former les zoospores, le noyau se divise en autant de noyaux fils qu'il y aura de spores.

Les spores qui mesurent 10-13  $\mu\text{m}$  de long sur 5  $\mu\text{m}$  de large sont nettement de type *Urospora*. Elles présentent une extrémité postérieure très effilée (pointe de 3 à 5  $\mu\text{m}$  de long) et une extrémité antérieure pyramidale munie d'une papille peu visible sur lesquelles s'insèrent quatre flagelles (Fig. 16). Elles ne s'agitent jamais à l'intérieur des sporocystes et sont renfermées dans un sac hyalin (Fig. 15) émis par une simple déchirure latérale du sporocyste. Au contact de l'eau de mer, le sac se rompt et les zoospores se répandent très rapidement dans le milieu ambiant. Les zoospores possèdent un chloroplaste muni d'un pyrénioïde bien visible, mais dépourvu de stigma. Après avoir nagé quelque temps, elles cherchent à se fixer au substrat en tournoyant sur leur pôle apical. Après de nombreux mouvements de balancement, elles adhèrent en un point et perdent instantanément leurs quatre flagelles.

Une fois fixées, les zoospores grossissent, s'allongent, et ne tardent pas à germer en émettant une expansion rhizoïdale étalée en disque, et en donnant immédiatement naissance, selon le mode bipolaire, à des plantes dressées filamenteuses (Fig. 17). Les plantules qui en culture demeurent flottantes ne possèdent pas d'étalement discoïdal à l'extrémité de leur rhizoïde basal.

Très fréquemment, les zoospores demeurent enfermées dans les sporocystes et se développent alors *in situ* en de nouvelles plantules.

En culture, *U. gracilis* manifeste un développement optimal entre 8° et 10°C, tandis que la sporogénèse est stimulée en photopériode de jours courts (8 h de lumière par 24 h). Toutefois, la sporogénèse est tolérante à l'égard de ces deux facteurs puisqu'elle se poursuit en jours plus longs (10 à 14 h de lum. par 24 heures) et à température plus élevées (10° à 12°C). Les thalles ne survivent pas aux températures supérieures à 12°C.

#### b) Zoïdes biflagellés interprétés comme gamètes parthénogénétiques

Des zoïdocystes de couleur vert olive apparaissent dans la nature au cours des mois de mars et avril. Ils mesurent de 10 à 12 µm de long sur 8 à 12 µm de large, et renferment un assez grand nombre de petits zoïdes effilés, fuselés, munis d'un stigma (Fig. 18). Ils sont émis tous ensemble, enfermés dans un sac hyalin qui se rompt au contact de l'eau de mer. Mesurant de 10 à 12 µm de long sur 3 à 4 µm de large ces zoïdes sont acuminés à leur pôle postérieur et arrondis à leur pôle antérieur apparemment dépourvu de papille et portant deux flagelles. Ils renferment un plaste très peu coloré, muni latéralement d'un petit stigma orangé (Fig. 19).

Après une nage rapide et saccadée, ils se développent directement sans jamais copuler, en un stade codioloïde de très petite taille d'abord sphérique, puis allongé en ampoule, et pourvu d'un stipe plus ou moins long et contourné. A maturité, la longueur de l'ampoule atteint 15 à 20 (25) µm, et celle du stipe, 15 à 35 µm (Fig. 20).

Maintenus à la température de 10°C mais soumis à un choc photopériodique (passage de jours longs en jours courts) ces *Codiolum* deviennent fertiles au bout de 2 à 3 mois, ils donnent naissance par une déchirure de leur paroi (Fig. 21), à des spores quadriflagellées acuminées, de 8 µm de long environ sur 3-4 µm de large (Fig. 22). Ces zoospores naissent peu et germent rapidement à proximité des *Codiolum* vides, en produisant des thalles filamenteux semblables à ceux engendrés par les zoospores directes (Fig. 23).

Bien qu'ils ne copulent pas, nous interprétons ces zoïdes biflagellés comme des gamètes. En effet, par leurs caractères morphologiques et par leur développement en un stade codioloïde, ils ressemblent aux gamètes parthénogénétiques connus chez d'autres espèces d'*Urospora* ou d'*Ulothrix*.

*U. gracilis* pourrait être soit une espèce dioïque représentée dans chacune de nos populations par un seul type de filaments, soit une espèce monoïque dont une seule catégorie de gamètes pourraient se former ou subsister dans les conditions écologiques des côtes bretonnes. Ces hypothèses permettent de concevoir l'incapacité de cette espèce à se reproduire sexuellement, et de suggérer l'éventualité d'une reproduction sexuée dans d'autres populations.

Quelles que soient les conditions expérimentales utilisées, les filaments d'*U. gracilis* maintenus ou obtenus en culture n'ont jamais engendré de zoïdes biflagellés.

### 5) Diagnose

Filaments très fins (8 à 14 µm de diamètre) vert franc, plus étroits que ceux

d'*U. kornmannii* et d'*U. intermedia*. Appareil de fixation constitué par la seule cellule basale élargie en disque, différent de celui d'*U. kornmannii* et d'*U. intermedia*.

Cellules ( $5-12\ \mu\text{m} \times 7-10\ \mu\text{m}$ ) uninucléées et pourvues d'un chloroplaste pariétal portant un pyrénoïde et conservant la forme d'un anneau ouvert.

Reproduction asexuée réalisée par 1) des zoospores directes quadriflagellées ( $10-14\ \mu\text{m} \times 5\ \mu\text{m}$ ) à pôle postérieur acuminé (pointe de 3 à  $5\ \mu\text{m}$  de long) et pôle antérieur pyramidal, donnant des filaments, et 2) des zoïdes biflagellés ( $10-12\ \mu\text{m} \times 3-4\ \mu\text{m}$ ) à pôle postérieur acuminé donnant des sporophytes codioloïdes ( $15-25\ \mu\text{m} \times 8-10\ \mu\text{m}$ ) à stipe long de 15 à  $35\ \mu\text{m}$ .

Reproduction sexuée inconnue.

Espèce vivant sur les substrats durs du littoral inférieur (mode battu) ou sur les substrats flottants à mi-marée (mode calme).

*Viridia franca filamenta tenuissima sunt et angustiora quam haec U. kornmannii et U. intermedia sunt.*

*Appariculum figandum, quod sola lata basis cellula cum disci forma constitutum est, differt ad hoc U. kornmannii et U. intermedia.*

*Cellulae ( $5-12\ \mu\text{m} \times 7-10\ \mu\text{m}$ ) unum nucleum habent et parietali chloroplasto providae sunt, qui unum pyrenoidum fert, qui aperti circuli formam conservat.*

*Productunt se asexo modo 1) zoosporis directis, qui quattuor flagella ( $10-14\ \mu\text{m} \times 5\ \mu\text{m}$ ) habent cum posteriore acuminato polo (puncta cum 3 usque ad  $5\ \mu\text{m}$  longa) anterioreque pyramoidi polo, qui filamenta dat, 2) et zoïdis, qui duo flagella habent, cum acuminato posteriore polo, qui codioloïdo sporophytos ( $15-25\ \mu\text{m} \times 8-10\ \mu\text{m}$ ) cum longo stipe ab 15 usque ad  $35\ \mu\text{m}$  dat.*

*Incognito sexo modo se productunt.*

*Habitant in asperis substratis ad infra maris superficiem (battutus modus) and influctuantis substratis media mare (calmus modus)*

Holotypus n° P3, 5.03.1970, Côtes Nord Finistère, France, Y. Berger-Perrot. Legit in Herb. Crypt. Mus. Paris.

## DISCUSSION

Les trois *Urospora* rassemblés dans la présente étude sont intéressants du point de vue biologique et surtout taxinomique.

### 1. INTÉRÊT BIOLOGIQUE

L'une de nos espèces, *Urospora kornmannii* possède un cycle sexué digéné-tique hétéromorphe, comme chez la plupart des *Urospora* à cellules plurinu-cléées. L'absence de cycle sexué chez *U. intermedia* et *U. gracilis*, et cela malgré les conditions expérimentales variées auxquelles ils ont été soumis, n'est pas un phénomène nouveau dans le genre *Urospora*.

Ainsi, chez l'*Urospora mirabilis* des côtes bretonnes, seuls les gamètes femelles sont connus (J. FELDMANN, comm. pers.; JÓNSSON, 1961) et leur fécondation est improbable dans les conditions naturelles rencontrées sur nos côtes. Ces gamètes femelles paraissent, de plus, incapables de développement parthé-



nogénétique. En revanche, chez l'*U. gracilis*, les zoïdes biflagellés qui ne copulent pas, mais que nous interprétons néanmoins comme des gamètes à cause de leur ressemblance avec ceux de la plupart des *Urospora*, se développent parthénogénétiquement.

Nous avons tenté d'expliquer l'absence de fécondation en proposant deux hypothèses : 1) l'espèce est dioïque et représentée dans chaque population par un seul type de filaments. Cette hypothèse permet d'espérer l'existence de populations hétérothalliques capables de reproduction sexuée dans les conditions naturelles, et d'envisager la recherche de croisements fructueux en conditions expérimentales favorables. 2) L'espèce est monoïque ou dioïque mais, dans les conditions écologiques qu'elle rencontre, l'une des catégories de gamètes a disparu. Le mode de reproduction de l'*Urospora mirabilis* et celui de l'*U. gracilis* illustreraient deux étapes de cette régression de la sexualité : conservation d'une catégorie de gamètes encore capables de développement parthénogénétique; conservation d'une catégorie de gamètes devenus incapables de développement parthénogénétique.

Une autre modalité de régression de la sexualité a été mise en évidence dans les genres *Acrosiphonia* (JÖNSSON, 1965, 1969) et *Ulothrix* (BERGER-PERROT, 1980 c) : les deux types de gamètes sont présents et fonctionnels mais leur plasmogamie n'est pas suivie de caryogamie. JÖNSSON (loc. cit.) a émis l'hypothèse que ce mécanisme de reproduction par zygotes non caryogamiques est à l'origine de véritables races géographiques ayant perdu génétiquement la possibilité de reproduction sexuée.

## II. INTÉRÊT TAXINOMIQUE

Ces trois nouvelles espèces possèdent en commun un certain nombre de caractères originaux, 1) d'ordre cytologique : noyau unique dans toutes les cellules; chloroplaste de type *Ulothrix* c'est-à-dire en forme d'anneau pariétal ouvert ou fermé mais jamais perforé; pyrénoides à ultrastructure de type *Urospora* (BERGER-PERROT et THOMAS, 1980) ; zoospores dépourvues de stigma; 2) d'ordre morphologique : zoospores directes et méiotiques de type *Urospora*, c'est-à-dire pourvues d'une pointe effilée à leur pôle postérieur, caractère dont nous discuterons ultérieurement la valeur.

Ainsi se trouvent associés chez ces trois espèces des caractères d'*Ulothrix* et des caractères d'*Urospora*, ce qui nous conduit à discuter la définition de ces deux genres, leurs affinités, et leur position taxinomique relative.

### A. Caractères génériques et définition des genres *Urospora* et *Ulothrix*

Grâce à la forme acuminée des zoospores ARESCHOUG (1866) définit le genre *Urospora*. Mais par la suite, d'autres caractères interviennent dans la définition du genre et notamment : 1) la présence dans chaque cellule de plusieurs noyaux pariétaux (ROSENVINGE, 1893; JORDE, 1933) qui présentent le curieux phénomène de migration et de mitose en rapport étroit avec la division cellulaire (JÖNSSON, 1959; KORNMAN, 1966 a et b), 2) la

morphologie du plaste en manchon pariétal, fermé et perforé à l'état adulte, pourvu de pyrénoides polypyramidaux (JONSSON, 1962), 3) la structure physique de la paroi des filaments caractérisée par l'absence de cellulose native (cellulose I), la présence d'une cellulose très faiblement cristallisée (cellulose II), et l'abondance de composés pectiques (NICOLAÏ et PRESTON, 1952; JONSSON, 1962), 4) la composition chimique des polysaccharides de la paroi (CARLSBERG et PERCIVAL, 1977), 5) la reproduction directe par des zoospores acuminées, munies de quatre flagelles dont le mode d'insertion est si caractéristique (KRISTIANSEN, 1974), 6) la reproduction sexuée par des gamètes ovoïdes biflagellés et stigmatés, isogames ou fortement anisogames, et le cycle de développement digénétique hétéromorphe (JORDE, 1933; KORN-MANN, 1961; HANIC, 1965).

Lors de sa création par KÜTZING en 1833, le genre *Ulothrix* était seulement défini par ses caractères morphologiques : filaments simples unisériés. A cette description très succincte vinrent s'ajouter d'autres précisions concernant

1) La cytologie : plaste en anneau pariétal ouvert ou fermé, non perforé, pourvu d'un ou plusieurs pyrénoides (THURET, 1851; DE TONI, 1889; GAY, 1891; HAZEN, 1902), 2) la caryologie : noyau unique central ou latéral dont la mitose est en relation étroite avec la division cellulaire (ROSENVINGE, 1893; WILLE, 1900; HAASE, 1910; SCHUSSNIG, 1930; GROSS, 1931; CHOLNOKY, 1932; SARMA, 1958, 1963), 3) la structure physique de la paroi : de même type que chez *Urospora* (NICOLAÏ et PRESTON, 1952), 4) la reproduction directe : elle s'effectue par des zoospores généralement ovoïdes, stigmatées, munies de quatre flagelles dont l'insertion se fait selon le mode classique et bien connu chez les Ulotrichales (MANTON, 1952; MANTON et coll., 1953), 5) la reproduction sexuée : elle est assurée par des gamètes ovoïdes biflagellés stigmatés, isogames ou légèrement anisogames, au cours d'un cycle de développement digénétique hétéromorphe (DODEL, 1876; KLEBS, 1896; JORSTAD, 1919; REGEL, 1923; GROSS, 1931; LIND, 1932, 1936; BOLD, 1958; KORN-MANN, 1961; MATTOX et BOLD, 1962; PERROT, 1968, 1970, 1972; LOCKHORST, 1974, 1978).

Ainsi définis les genres *Ulothrix* et *Urospora* semblent bien distincts, et pourtant d'évidentes affinités existent entre eux si l'on considère leurs caractères morphologiques (appareil végétatif très simplifié), la composition de leurs parois, les modalités de leur cycle de développement digénétique (hétéromorphe) et la morphologie de leur génération sporophytique (unicellulaire coccoïde ou codioloïde). De plus, les caractères reconnus comme essentiels offrent des exceptions troublantes : ainsi l'*Ulothrix tenuissima* Kütz. (= *U. rorida* Thuret) donne parfois naissance à des zoospores acuminées (THURET, 1851; LOCKHORST, 1974; PERROT, non publié) et l'*Ulothrix speciosa* (Carm. ex Harvey) Kütz. produit dans certains cas des gamètes acuminés (LEBLOND in HAMEL, 1931; LOCKHORST, 1978); chez plusieurs espèces d'*Urospora* (*U. mirabilis* Aresch., *U. penicilliformis* (Roth) Aresch., *U. tetraciliata* Frye et Zeller), les gamètes sont parfaitement arrondis à leur pôle postérieur. La morphologie du plaste peut également présenter des variations : ainsi, chez *Ulothrix flacca* et *U. tenuissima*, sous certaines conditions, le chloroplaste, tout en demeurant continu, forme des digitations autour de nombreuses vacuoles externes, ce qui représente,

semble-t-il, un stade évolutif intermédiaire entre le type archéoplastidié à plaste continu dans le genre *Ulothrix*, et le type archéoplastidié à plaste fenestré au stade adulte dans le genre *Urospora*.

*Urospora laeta* (BOERGESEN, 1925) chez lequel le nombre de noyaux pariétaux est considérablement réduit (parfois 2, le plus souvent 4; BOERGESEN, loc. cit.) pourrait constituer un cas intermédiaire entre les *Urospora* à cellules uninucléées décrits ici, et les *Urospora* à cellules pourvues de nombreux noyaux.

L'instabilité des critères taxinomiques actuellement retenus et l'absence de hiérarchie établie entre eux, permettent de comprendre les problèmes concernant, d'une part la position taxinomique variable du genre *Urospora*, et d'autre part les nombreuses propositions cherchant à mieux définir le genre *Ulothrix* et à cerner les affinités de l'ordre des Ulotrichales (STEWART, MATTOX et FLOYD, 1973; KORNMAN, 1963 a, 1965).

## B. Position systématique des genres *Urospora* et *Ulothrix* par rapport aux Ulotrichales et aux Acrosiphoniales

### 1) Position systématique du genre *Urospora*

En 1959, JÓNSSON place le genre *Urospora* à côté des genres *Spongomorpha* et *Acrosiphonia* pour lesquels il crée la famille des Acrosiphoniacées, bien distincte des Cladophoracées, et qu'il pense même devoir élever au niveau d'Ordre des Acrosiphoniales. Les critères mis en évidence sont les suivants : structure de la paroi caractérisée par l'absence de cellulose native; plaste archéoplastidié à pyrénoides polypyramidaux; cellules uni ou plurinucléées dont la division s'effectue avec l'intervention du ou des noyaux qui se divisent (JÓNSSON, loc. cit.; HUDSON et WAALAND, 1974); cycle à deux générations fortement hétéromorphes dont le sporophyte est réduit à un stade unicellulaire codioloïde et uninucléé.

Toutefois, JÓNSSON souligne les affinités de l'Ordre des Acrosiphoniales avec celui des Ulotrichales et, en particulier, les affinités du genre *Ulothrix* avec le genre *Urospora*, caractérisés en commun par la grande simplification morphologique de leurs thalles gamétophytiques.

Postérieurement, DEN HARTOG (1959) propose la nouvelle famille des Codiolacées pour le couple *Codiolum-Urospora*. Quant à KORNMAN, il n'a jamais accepté la réunion des genres *Urospora*, *Acrosiphonia* et *Spongomorpha* dans le même Ordre des Acrosiphoniales; en 1963 a, il redéfinit l'Ordre des Ulotrichales pour y inclure les Codiolacées de DEN HARTOG à côté des Ulotrichacées et des Monostromacées; en 1973, il crée la nouvelle classe des Codiolophyceae pour regrouper les Ordres des Ulotrichales, Monostromales, Codiolales (= Codiolacées de DEN HARTOG) et Acrosiphoniales (avec seulement les genres *Acrosiphonia* et *Spongomorpha*).

A notre avis, rien ne s'oppose au maintien de la famille des Codiolacées renfermant des *Urospora* à cellules uninucléées et des *Urospora* à cellules plurinucléées, au voisinage de celle des Acrosiphoniacées renfermant les *Spongomorpha* à cellules uninucléées et les *Acrosiphonia* à cellules plurinucléées, ces

deux familles se distinguant l'une de l'autre par la présence ou l'absence de reproduction asexuée par zoospores directes.

## 2) Position systématique du genre *Ulothrix*

Le genre *Ulothrix* a toujours été placé dans l'Ordre des Ulotrichales et la famille des Ulotrichacées dont il constitue le genre principal. Aussi les auteurs ont surtout cherché à améliorer sa définition, à préciser ses limites avec les genres voisins (KÜTZING, 1833, 1843, 1845, 1849; HAZEN, 1902; HEERING, 1914; FOREST, 1954; MATTOX et BOLD, 1962; RAMANATHAN, 1964; LOCKHORST, 1974) et à cerner les affinités des Ulotrichales avec les Ordres voisins (FRITSCH, 1935; PAPENFUSS, 1960; KLEIN et CRONQUIST, 1967; PICKETT-HEAPS et MARCHANT, 1972; PICKETT-HEAPS, 1972; STEWART, MATTOX et FLOYD, 1973; STEWART et MATTOX, 1975).

L'ensemble de ces travaux révèle l'hétérogénéité du genre *Ulothrix*, notamment en ce qui concerne l'ultrastructure des pyrénoides, la présence ou l'absence de plasmodesmes, les modalités de la mitose et de la cytodierèse avec intervention ou non de microtubules et formation d'un phycoplaste ou d'un simple étranglement. Ainsi a-t-on mis en évidence chez les *Ulothrix* d'eau douce, des formes très évoluées proches de certaines Chaetophoracées, et des formes plus primitives proches des genres *Klebsormidium* et *Stichococcus* pour lesquels certains auteurs n'hésitent pas à créer l'ordre des Klebsormidiales (FLOYD et coll., 1972; STEWART et coll., 1972, 1973 et 1975). En raison des modalités de leur cytodierèse, qui s'effectue sans l'intervention d'un phycoplaste, les formes marines se rattachent à cette deuxième catégorie (LOCKHORST, 1978).

## 3) Position systématique de nos trois espèces nouvelles

Les espèces étudiées ici posent à nouveau le problème des limites entre les Ulotrichales et les Acrosiphoniales qui possèdent en commun un certain nombre de caractères :

- parois dépourvues de cellulose mais riches en composés pectiques,
- relations causales entre la mitose et la cytodierèse,
- cycle fortement hétéromorphe,

mais se distinguent essentiellement par la morphologie du plaste, en lame continue chez les Ulotrichales, en lame perforée chez les Acrosiphoniales.

Si, pour classer nos présentes espèces, nous retenons comme caractère prépondérant la morphologie du plaste (continu) et le nombre de noyaux par cellule (noyau unique), il convient de créer pour elles un genre nouveau proche du genre *Ulothrix*, mais qui se distingue de celui-ci par la forme acuminée des zoospores.

Si, au contraire, la forme des zoospores demeure le caractère principal du genre *Urospora*, ainsi que l'a voulu ARESCHOUG, nos trois espèces demeurent dans ce genre où elles constituent un groupe particulier, à cellules uninucléées.

Nous avons choisi provisoirement cette deuxième solution, en nous appuyant, en outre, sur le caractère ultrastructural des pyrénoides : l'ultrastructure des pyrénoides de ces espèces uninucléées (BERGER-PERROT et THOMAS, 1980) est tout à fait identique à celle observée chez les *Urospora* à cellules plurinu-

décès, seule connue jusqu'ici (HORI et UEDA, 1967; KRISTIANSEN, 1974); par contre, dans le genre *Ulothrix*, au moins dans l'état actuel de nos connaissances, l'ultrastructure du pyrénioïde, quoiqu'hétérogène selon les espèces, est toujours bien différente de celle du genre *Urospora*.

Ainsi la découverte d'un groupe d'*Urospora* à caractères particuliers, offre de nouvelles possibilités d'investigations, au terme desquelles nous devons peut-être modifier notre point de vue actuel concernant la position systématique et les caractères biologiques de ces espèces.

REMERCIEMENTS. — Il nous est agréable d'exprimer notre reconnaissance à Monsieur le Professeur P. KORNMANN qui nous a communiqué aimablement ses échantillons personnels. Nous remercions également Mademoiselle I. MARY à laquelle nous devons les traductions latines.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

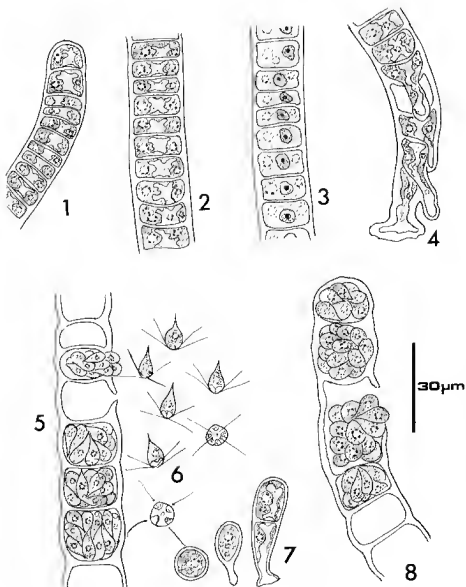
- ARESCHOUG, J.E., 1866 — Observationes Phycologicae. I. *Acta Reg. Soc. Sci.*, sér. III, 6 : 5-26.
- BERGER-PERROT, Y., 1980 a — Données nouvelles concernant le problème taxinomique d'un *Ulothrix* et d'un *Urospora* des côtes de Bretagne. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sous presse.
- BERGER-PERROT, Y., 1980 b — Mise au point sur le problème concernant l'*Ulothrix speciosa* (Carm. ex Harvey) Kützinger et l'*Urospora kormannii* Berger-Perrot. Étude comparée de la reproduction et du cycle de développement des deux espèces sur les côtes de Bretagne. *Phycologia*, sous presse.
- BERGER-PERROT, Y., 1980 c — Recherches sur l'*Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret (Chlorophycée, Ulothricale) des côtes de Bretagne. I. Morphologie, cytologie, caryologie et reproduction de la variété *geniculata* (Jonsson) Berger-Perrot. Soumis pour publication à *Cryptog. : Algol.*
- BERGER-PERROT, Y. et THOMAS, J.C., 1980 — Étude ultrastructurale comparée du pyrénioïde dans les genres *Ulothrix* et *Urospora*. Soumis pour publication à *Phycologia*.
- BOLD, H.C., 1958 — Three new Chlorophyceae algae. *Amer. J. Bot.*, 45 : 737-743.
- BOERGESSEN, F., 1925 — Marine Algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceae. *Kgl. Dansk. Videnskab. Selsk. biol. medd.*, 5 (3) : 46-50.
- CARLSBERG, G.E. et PERCIVAL, E., 1977 — The carbohydrates of the green seaweeds, *Urospora wormskiöldii* and *Codiolum pusillum*. *Carbohydr. Res.*, 57 : 223-234.
- CHOLNOKY, B., 1932 — Planogonidien- und Gametenbildung bei *Ulothrix variabilis*. *Kgl. Beih. Bot. Centralbl.*, 49 (1) : 221-238.
- CRONQUIST et coll., 1967 — Significance of Thallopiphyte characteristics. *The Quarterly Review of Biology*, 42 : 169-232.
- DODEL, A., 1876 — *Ulothrix zonata*. Ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 10 : 417-550.
- FLOYD, G.L., STEWARD, K.D. et MATTOX, K.R., 1971 — Cytokinesis and plasmodemata in *Ulothrix*. *J. Phycol.*, 7 : 306-309.
- FLOYD, G.L., STEWARD, K.D. et MATTOX, K.R., 1972 — Cellular organisation, mitosis

- and cytokinesis in *Klebsormidium*. *J. Phycol.*, 8 : 176-184.
- FRITSCH, F.E., 1935 - The structure and reproduction of the Algae. I. Cambridge University Press : 469 p.
- FRYE, C. et ZELLER, S.M., 1915 - *Hormiscia tetraciliata* sp. nov. *Puget Sound Biol. Stat. Publ.*, 1 : 9-13.
- GAY, F., 1891 - Recherches sur le développement et la classification de quelques Algues vertes. Thèse, Paris.
- GROSS, I., 1931 - Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel, und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix*. *Arch. Protistenk.*, 73 : 206-234.
- HAASE, G., 1910 - Zur Kern- und Fadenteilung von *Ulothrix subtilis*. *Arch. Hydrobiol.*, 5 : 167-168.
- HAGEM, O., 1908 - Beobachtungen über die Gattung *Urospora* in Kristiansfjord. *Nyt. Mag. Nat.*, 46 : 289-299.
- HAMEL, G., 1930 - Les Chlorophycées des côtes françaises. *Rev. Algol.*, 6 : 24.
- HANIC, L., 1965 - Life history studies on *Urospora* and *Codiolum* from southern British Columbia. Ph. D. Thesis, Univ. of British Columbia.
- HART, H.T., 1928 - Studies on *Hormiscia wormskioldii*. *Puget Sound Biol. Sta. Publ.*, 5 : 355-359.
- HARTOG, C. den, 1959 - The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. *Wentia* : 241 p.
- HAZEN, T.E., 1902 - The Ulothrixaceae and Chaetophoraceae of the United States. *Mem. Torrey Bot. Club*, 11 : 135-250.
- HORI, T. et UEDA, R., 1967 - Electron microscope studies on the fine structure of plastids in siphonous green algae with special reference to their phylogenetic relationships. *Sci. Rept. Tokyo Kyokai Daig.*, B, 12 : 225-264.
- HUDSON, P.R. et WAALAND, J.R., 1974 - Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in the multinucleate green alga *Acrosiphonia*. *J. Cell Biol.*, 62 : 274-294.
- JONSSON, S., 1959 - Le cycle de développement du *Spongomorpha lanosa* (Roth) Kütz. et la nouvelle famille des Acrosiphoniacées. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 248 : 1565-1567.
- JONSSON, S., 1960 - Nouveau type de cytodierèse de la cellule cénocytique observé chez une Algue verte filamenteuse. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 251 : 2390-2392.
- JONSSON, S., 1962 - Recherches sur des Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématiques). Thèse, Masson éd. : 230 p., 16 pl.
- JONSSON, S., 1965 - Influence de l'origine géographique sur les cycles évolutifs dans les Chlorophycées marines du genre *Acrosiphonia*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 261 : 499-502.
- JONSSON, S., 1969 - Le cycle évolutif de l'*Acrosiphonia sonderi* (Kütz.) Kornm. d'Islande et l'origine de ses races asexuées. *Revue gén. Bot.*, 76 : 267-286.
- JORDE, I., 1933 - Untersuchungen über den Lebenszyklus von *Urospora* Aresch. und *Codiolum* A. Braun. *Nyt. Mag. Naturvidenskab.*, 73 : 1-19.
- JORSTAD, I., 1919 - Undersøkelser over zygoternes spiring hos *Ulothrix subflaccida* (Wille). *Nyt. Mag. Naturvidenskab.*, 56 : 61-68.
- KLEBS, G., 1896 - Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- KLEIN, R. et CRONQUIST, A., 1967 - A consideration of the evolutionary and taxonomic significance of some biochemical, micromorphological and physiological characters in the Thalophytes. *Quart. Rev. Biol.*, 42 : 205-296.
- KORNMANN, P., 1961 - Über *Codiolum* und *Urospora*. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 8 : 42-57.

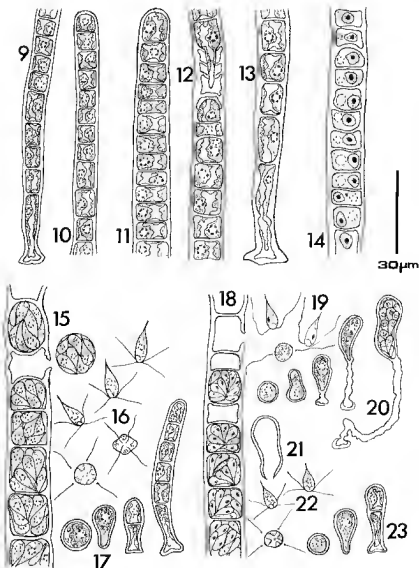
- KORNMAN, P., 1963 a — Die Ulotrichales neu geordnet auf der Grundlage entwicklungs-  
geschichtlicher Befunde. *Phycologia*, 3 (2) : 60-68.
- KORNMAN, P., 1963 b — Der Lebenszyklus einer marinen *Ulothrix* Art. *Helgoländer wiss.*  
*Meeresuntersuch.*, 8 : 357-360.
- KORNMAN, P., 1964 — Die *Ulothrix* Arten von Helgoland. 1. *Helgoländer wiss. Meeres-*  
*untersuch.*, 11 (1) : 27-38.
- KORNMAN, P., 1965 — Ontogenie und Lebenszyklus der Ulotrichales in phylogenetischer  
Sicht. *Phycologia*, 4 : 163-172.
- KORNMAN, P., 1966 a — Wachstum und Zellteilung bei *Urospora*. *Helgoländer wiss.*  
*Meeresuntersuch.*, 13 : 73-83.
- KORNMAN, P., 1966 b — *Hormiscia* neu definiert. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*,  
13 : 408-425.
- KORNMAN, P., 1973 — Codiophyceae, a new class of Chloophyta. *Helgoländer wiss.*  
*Meeresuntersuch.*, 25 : 1-13.
- KORNMAN, P. et SAHLING, P.H., 1977 — Meeresalgen von Helgoland benthische Grün-,  
Braun- und Rotalgen. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 29 : 17-18.
- KRISTIANSEN, J., 1974 — The fine structure of the zoospores of *Urospora penicilliformis*  
with special reference to the flagellar apparatus. *Br. phycol. J.*, 9 : 201-213.
- KUTZING, F.T., 1833 — Algologische Mittheilungen II. Über eine neue Gattung der Con-  
servaceen. *Flora*, 16 : 517-521.
- KÜTZING, F.T., 1843 — *Phycologia generalis*. Leipzig.
- KÜTZING, F.T., 1845 — *Phycologia germanica*. Nordhausen.
- KÜTZING, F.T., 1849 — *Species Algarum*. Leipzig.
- KÜTZING, F.T., 1852 — *Tabulae Phycologicae* II. Nordhausen.
- LIND, E.M., 1932 — A contribution to the life history and cytology of two species of  
*Ulothrix*. *Ann. Bot.*, 46 : 711-725.
- LOCKHORST, J.M., 1974 — Taxonomic studies on the freshwater species of *Ulothrix* in  
the Netherlands. Thesis. Amsterdam.
- LOCKHORST, G.M., 1978 — Taxonomic studies on the marine and brackish-water species  
of *Ulothrix* (Ulotrichales, Chlorophyceae) in western Europe. *Blumea*, 24 (2) : 191-264.
- MANTON, I., 1952 — The fine structure of plant cilia. *Sympos. Soc. Exp. Biol.*, 6 : 306-319.
- MANTON, I., CLARKE, B. and GREENWOOD, A.D., 1955 — Observations with the  
electron microscope on biciliate and quadriciliate zoospores in green algae. *J. Exp. Bot.*,  
6 : 126-128.
- MATTOX, K.R. et BOLD, H.C., 1962 — Phycological studies. III. The taxonomy of certain  
Ulotrichacean Algae. *Univ. Texas Publ.* n° 6222.
- NICOLAI, E. et PRESTON, R.D., 1952 — Cell wall studies in the Chlorophyceae. I. A  
general survey of submicroscopic structure in filamentous species. *Proc. r. Soc. Bot.*,  
140 : 244-274.
- PAPENFUSS, G.F., 1960 — On the genera of the Ulvales and the status of the order. *J.*  
*Linn. Soc. (Bot.)*, 56 : 303-318.
- PERROT, Y., 1968 — Sur le cycle de deux formes d'*Ulothrix flacca* (Dillw.) Thuret de la  
région de Roscoff. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 266 : 1953-1955.
- PERROT, Y., 1970 — Sur la spécificité et le cycle de l'*Ulothrix subflaccida* (Wille) des côtes  
françaises. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 270 : 932-933.
- PERROT, Y., 1972 — Les *Ulothrix* marins de Roscoff et le problème de leur cycle de  
reproduction. *Soc. bot. Fr., Mémoires* : 167-174.

- PICKETT-HEAPS, J.D., 1969 — Evolution of the mitotic apparatus and attempt at comparative ultrastructural cytology in dividing Plant cells. *Cytobios*, 1 : 257-280.
- PICKETT-HEAPS, J.D., 1972 a — Variation in mitosis and cytokinesis in Plant cells. Its significance in the phylogeny and evolution of ultrastructural systems. *Cytobios*, 5 : 59-77.
- PICKETT-HEAPS, J.D., 1972 b — Cell division in *Klebsormidium subtilissimum* (formerly *Ulothrix subtilissima*) and its possible phylogenetic significance. *Cytobios*, 6 : 167-183.
- PICKETT-HEAPS, J.D., 1974 — Cell division in *Stichococcus*. *Br. Phycol. J.*, 9 : 63-73.
- PICKETT-HEAPS, J.D. et MARCHANT, H.J., 1972 — The phylogeny of the green algae : a new proposal. *Cytobios*, 6 : 255-264.
- RAMANATHAN, K.R., 1964 — Ulotrichales. *I.C.A.R., New Delhi*, 7 : 185.
- REGEL, K., 1923 — Über die Zoosporenbildung bei *Ulothrix zonata*. *Mikrokosmos*, 17 : 1-2.
- ROSENVINGE, L.K., 1893 — Grønlands havalger. *Medd. Grønl.*, 3 : 765-981.
- ROUND, F.E., 1971 — The taxonomy of the Chlorophyta. II. *Br. phycol. J.*, 6 (2) : 235-264.
- SARMA, Y.S.R.K., 1958 — Chromosome numbers in Ulotrichales and allied groups. *Br. phycol. Bull.*, 1 (6) : 22-24.
- SARMA, Y.S.R.K., 1963 — Contribution to the Karyology of the Ulotrichales. I. *Ulothrix*. *Phycologia*, 2 (4) : 173-183.
- SCHUSSNIG, B., 1930 — Die mitotische Kernteilung bei *Ulothrix zonata* Kützting. *Z. Zelleforsch.*, 10 : 642-650.
- STEWART, K.D., MATTOX, K.H. et FLOYD, 1972 — Comparative cytology of the genus *Ulothrix* with special emphasis on *U. zonata*. *J. Phycol.*, 8 (suppl.) : 8.
- STEWART, K.D., MATTOX, K.H. et FLOYD, G.L., 1973 — Mitosis, cytokinesis, the distribution of plasmodesmata, and other cytological characteristics in the Ulotrichales, Ulvales and Chaetophorales : phylogenetic and taxonomic considerations. *J. Phycol.*, 9 : 128-141.
- STEWART, K.D. et MATTOX, K.H., 1975 — Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls a and b. *Bot. rev.*, 41 : 104-135.
- THURET, G., 1851 — Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des Cryptogames. *Ann. Sci. nat. Bot., sér. 3*, 14 : 214-260.
- WILLE, N., 1901 — Studien über Chlorophyceen. I-VII. *Vidensk. Selsk. Skr. I., Mat. nat. Kl.*, 6 : 25-27.





Figs 1 à 8 — *Urospora intermedia*. 1 : apex d'un filament vivant; 2 : zone moyenne d'un filament vivant; 3 : filament adulte après fixation et coloration nucléaire au carmalum; 4 : base d'un filament pourvue d'une cellule basale étalée en disque, de rhizoïdes latéraux et d'un rhizoïde interne à l'emplacement d'une cellule nécrosée; 5 : sporogénèse dans un filament; 6 : zoospores directes quadriflagellées et acuminées; 7 : développement des zoospores directes en plantules filamenteuses; 8 : zoospores non émises et amorçant leur développement à l'intérieur des sporocystes.



Figs 9 à 23. — *Urospora gracilis*. 9 et 10 : base (9) et apex (10) d'un jeune filament; 11, 12 et 13 : apex (11), zone moyenne (12) et base (13) d'un filament adulte; sur la fig. 12, formation d'un rhizoïde interne à l'emplacement de cellules nécrosées, 14, filament adulte après fixation et coloration nucléaire au carmin; 15, filament en cours de sporogénèse; émission d'une vésicule hyaline à zoospores, 16, zoospores directes quadriflagellées et acuminées; 17 : développement des zoospores directes en plantules filamenteuses; 18 : formation de zoïdes biflagellés; 19 : zoïdes biflagellés et acuminés, à comportement de gamètes parthénogénétiques; 20 : développement des zoïdes biflagellés en *Codiolum*; 21, paroi vidée d'un *Codiolum*; 22, zoospores quadriflagellées et acuminées engendrées par un *Codiolum*; 23, plantules filamenteuses dues au développement des zoospores quadriflagellées issues des stades codioloïdes.

## TROIS DINOPHYCÉES D'EAU DOUCE OBSERVÉES EN MICROSCOPIE A BALAYAGE

P. BOURRELLY et A. COUTÉ\*

RÉSUMÉ. — Dans deux lacs alpins, les auteurs trouvent une biocénose à *Peridiniopsis polonicum*, *Diplopsalis acuta* et *Gonyaulax apiculata*. L'examen en microscopie électronique à balayage permet de préciser la morphologie de la théque de ces Dinophycées rarement signalées.

SUMMARY. — In two alpine lakes, the authors find a biocenosis with *Peridiniopsis polonicum*, *Diplopsalis acuta* et *Gonyaulax apiculata*. The examination with S.E.M. allows to precise the theca morphology of these Dinophyceae rarely signaled.

### MATÉRIEL

Grâce à l'amabilité du Dr. BÜRGI de Zurich, nous avons pu examiner du phytoplancton du Gersensee (Suisse Centrale) et du Schluensee (NE de Plön, DBR). Nous y avons observé en assez grand nombre trois Dinophycées intéressantes : *Peridiniopsis polonicum* (Wolosz.) Bourrel., *Diplopsalis acuta* (Apstein) Entz fil. et *Gonyaulax apiculata* (Pénard) Entz fil. Le matériel étant abondant, nous avons pu l'étudier en microscopie à balayage.

### MÉTHODE

Les cellules, isolées à la micropipette et déshydratées à l'éthanol et à l'acétone, ont été traitées suivant la technique du point critique au gaz carbonique liquide. Après montage et métallisation à l'or-palladium, elles ont été examinées

\* Laboratoire de Cryptogamie du M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. — L.A. n° 257 (C.N.R.S.).

*Cryptogamie: Algologie*, 1980, I, 2: 161-169.

à l'aide du microscope électronique à balayage Cambridge 600.

Les résultats obtenus ont parfaitement confirmé les observations faites par l'un de nous (BOURRELLY, 1968, 1970) en microscopie photonique.

**PERIDINIOPSIS POLONICUM (Wolosz.) Bourrel.**

(Pl. 5, fig. 1 à 4; Pl. 2, fig. 2, 4, 5, 6).

Cette espèce a été décrite par WOŁOSZYŃSKA (1916) sous le nom de *Peridinium polonicum*. SCHILLER (1937) signale cette espèce comme *Glenodinium gymnodinium* Pénard. Cependant, les figures et la diagnose de PÉNARD (1891) sont très incomplètes et muettes sur la tabulation.

BOURRELLY (1968a, 1968b) l'a rangé dans le genre *Peridiniopsis*. La tabulation de l'épithèque est la suivante : 4' 1a-7'', tandis que l'hypothèque offre sept plaques (5''' 2'''). Ainsi que ADACHI (1965) et BOURRELLY (1968a, 1970) l'ont montré, on observe parfois un dédoublement de la plaque accessoire (ou intercalaire) 1a et, de ce fait, la formule de l'épithèque devient 4'-2a-7''. C'est donc alors une tabulation de *Peridinium*. Cependant les rares exemplaires possédant deux plaques accessoires montrent bien qu'il s'agit d'un dédoublement de la plaque et non de deux plaques individualisées (voir BOURRELLY 1970, p. 69, fig. 8 et 10).

En microscopie électronique à balayage la figure 2, planche 5, montre une seule plaque accessoire de forme quadrangulaire. Par contre, la figure 4, planche 5, provenant d'un autre échantillon, a une plaque triangulaire. La figure 3, vue antapicale, avec une face ventrale plate ou légèrement concave, est très caractéristique de cette espèce.

La théque est irrégulièrement réticulée, vermiculée. Nous n'avons pas rencontré, dans notre matériel, de forme avec dédoublement de la plaque 1a ni les plaques internes signalées par ADACHI. Les plaques cingulaires ne sont pas visibles mais nous supposons qu'il y en a six comme chez la plupart des *Peridiniopsis*.

**DIPLOPSALIS ACUTA (Apstein) Entz fil. = ENTZIA ACUTA (Apstein) Lebour**

(Pl. 4, fig. 1 à 6; Pl. 1, fig. 5, 6 et Pl. 2, fig. 1 et 3)

Cette espèce d'eau douce a été étudiée avec soin par ENTZ (1904-1929) sur des échantillons du lac Balaton. Cet auteur en précise la synonymie et la tabulation qui est la suivante : 4'-2a-7'' (épithèque) et 5'''-1''' (hypothèque).

BOURRELLY (1970), observant des exemplaires de Pologne et du lac Balaton, montre que les plaques cingulaires sont au nombre de trois, l'une très grande, et deux très petites. Il rencontre certains échantillons qui ne possèdent que six plaques précingulaires (6'') au lieu de 7. ENTZ avait observé quelques cellules ayant une seule plaque accessoire (1a) de très grande taille qui semblait provenir de la fusion des deux plaques 2a.

Pour LEBOUR (1922) le genre *Diplopsalis* a comme tabulation  $3'-la-6'' + 5'''-1'''$ , et elle crée donc le nouveau genre *Entzia* pour l'espèce du Balaton qui possède quatre plaques apicales (4') au lieu de trois. De nombreux auteurs n'ont pas accepté ce nouveau genre, mais, récemment, TAYLOR (1976) a repris les coupures génériques proposés par M. V. LEBOUR. De ce fait, *Diplopsalis* devient un genre strictement marin tandis que *Entzia* vit uniquement en eau douce et en eau saumâtre. Ce nom de *Entzia*, acceptable pour les botanistes (art 65 du Code de Nomenclature Botanique, 1972: «le nom d'une plante n'est pas rejeté simplement parce qu'il répète celui d'un animal») ne l'est pas pour les zoologistes car il existe un genre de Foraminifère, *Entzia* Daday 1883 (voir LOEBLICH et LOEBLICH, 1966).

Le microscope électronique à balayage montre que la thèque est régulièrement réticulée chez *D. acuta* et que les pores, visibles en petit nombre sur nos photographies, ne sont pas situés dans le creux des mailles du réseau mais sur les bords saillants du réticule. Cette ornementation n'est pas visible en microscopie optique. Le pore apical présente une très petite plaque en forme de couronne.

La fig. 6, pl. 4, fait apparaître, légèrement déformée, l'expansion aliforme du sillon sulcal.

#### **GYNAULAX APICULATA (Pénard) Entz fil.**

(Pl. 3, fig. 1 à 6; Pl. 1, fig. 1 à 4).

Cette espèce a été découverte par PÉNARD (1891) dans le plancton du Lac Léman et décrite sous le nom de *Peridinium apiculatum* Pén. ENTZ (1904) montre qu'il s'agit d'un *Gonyaulax* qu'il nomme *G. apiculata* (Pén.) Entz et il précise sa synonymie. LINDEMANN (1925) donne de bonnes figures de cette espèce et considère *Gonyaulax polonica* Woloszyńska (1916) comme synonyme.

Les exemplaires que nous avons examinés sont absolument identiques à ceux observés par BOURRELLY (1970).

La tabulation est difficile à reconnaître en microscopie à balayage: la dissection, en microscopie photonique, après action de l'eau de Javel, donne de meilleurs résultats.

L'épithèque a la tabulation suivante:  $4'-5''$  et l'hypothèque:  $6'''-1 p-1'''$ . Le sillon cingulaire est formé de 6 plaques.

Les *Gonyaulax* marins, d'après SCHILLER, ont une épithèque de formule:  $3' - 6' + 0 - 4a + 6''$  et une hypothèque:  $6''' + 1 p + 1'''$ . Pour TAYLOR (1976) la formule de l'épithèque est:  $3' - 4' + 0 - 4a + 6''$ . Cependant BALECH (1967) p. 107 considère que la première plaque postéquatoriale (1''') n'est pas une postéquatoriale mais une plaque sulcale. La fig. 4, pl. 3, qui montre cette plaque de petite taille, en forme de gouttière, semble confirmer cette hypothèse.

Il nous manque cependant une plaque prééquatoriale; il est possible que la plaque rectangulaire que nous appelons sulcale antérieure (Sa) (fig. 1 et 4, Pl. 1)

qui prolonge l'ensemble des plaques 1' et 4' soit en fait la première plaque prééquatoriale 1". Suivant cette hypothèse, nous obtenons la formule de tabulation classique 4' + 6" pour l'épithèque.

Les photographies en microscopie à balayage montrent bien le réseau puissant de la thèque, avec, dans chaque maille, 1 ou plus rarement 2 pores.

La figure 6 (Pl. 3), permet de voir la petite plaque porale en forme de couronne percée de petits pores. Dans la fig. 3 (Pl. 3) nous observons les épines émoussées de la plaque antapicale 1'''.

Ces trois Dinophycées d'eau douce ont une répartition géographique très large, mais elles sont rarement signalées et semblent surtout distribuées dans les eaux de l'Europe centrale ou septentrionale, et le plus souvent dans les régions montagneuses. Chose curieuse, souvent, sinon toujours, ces trois espèces sont présentes dans les mêmes biotopes légèrement alcalins (pH 7,5).

#### BIBLIOGRAPHIE

- ADACHI, R., 1965 — Studies on a dinoflagellate, *Peridinium polonicum* Wolosz. I. The structure of Skeleton. *J. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie* 6, 3: 317-326.
- BALECH, E., 1967 — Dinoflagelados nuevos o interesantes del Golfo de Mexico y Caribe. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia, Hidrobiol.* 2, 3: 77-126, 9 pl.
- BOURRELLY, P., 1968 a — Note sur les Péridiniens d'eau douce. *Protistologica* 4, 1: 5-16.
- BOURRELLY, P., 1968 b — Note sur *Peridinopsis borgeti* Lemm. *Phykos* 7 (1-2): 1-2.
- BOURRELLY, P., 1970 — Les Algues d'eau douce, T. III, Boubée éd., 512 p.
- ENTZ, G. Jn., 1904 — Beiträge zur Kenntnis des Planktons des Balatonsees. *Result. Wiss. Erfors. Balatonsees*, II, 1. Anh. Budapest, 37 p.
- ENTZ, G. Jn., 1927 — Über Peridineen des Balatonsees. *Arch. Balaton* 1: 275-342, 7 pl.
- LEBOUR, M. V., 1922 — Plymouth Peridinians I, *Diplopsalis lenticula* and its relatives. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 12, 4: 795-818.
- LINDEMANN, E., 1925 — Dinoflagellatae (Peridiniace), in EYFERTH-SCHOENICHEN, Einfachste Lebenformen des Tier- und Pflanzenreiches, I. Berlin.
- LOEBLICH, A. R. Jn. et LOEBLICH A. R., III, 1966 — Index to the genera, subgenera and sections of the Pyrrophyta. *Stud. trop. Oceanogr. Miami* 3: V + 94 p.
- PÉNARD, E., 1891 — Les Péridiniens du Léman. *Bull. Soc. Bot. Genève* 6, I 63, 5 pl.
- SCHILLER, J., 1937 — Dinoflagellates in Rabenhorst's *Kryptogamenflora* 10, 3 Abt. 2e T. Leipzig, 590 p.
- TAYLOR, F. J. R., 1976 — Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. *Bibl. Bot.* 132: 234 p., 46 pl. Schweizerbart ed.
- WOLOSZYNSKA, J., 1916 — Polnische Süßwasser Peridineen. *Bull. Acad. Sc. Cracovie, Cl. Sc. Math. Nat. Sér. B sc. nat.* (1915): 260-285.

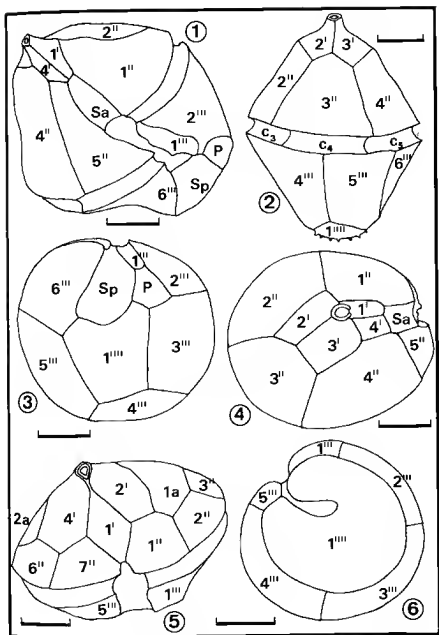


Planche 1

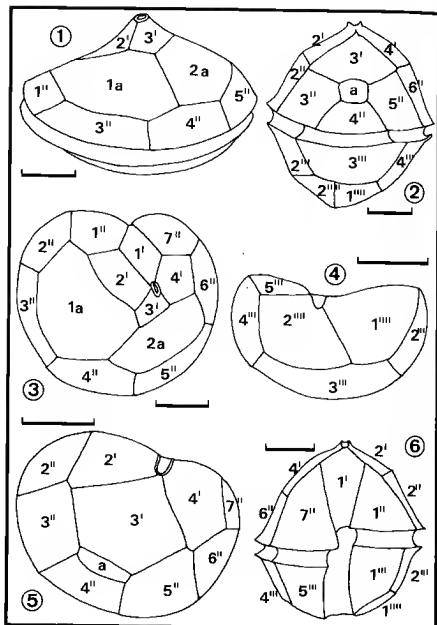


Planche 2



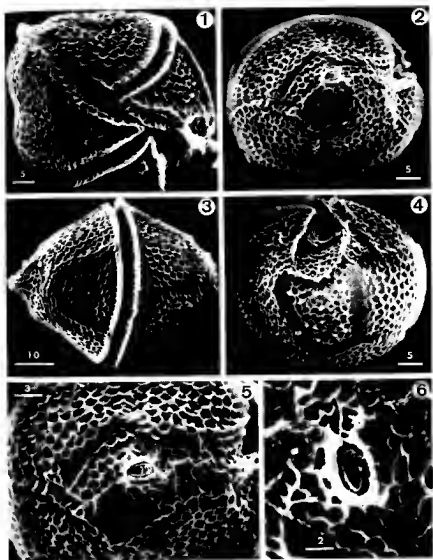


Planche 3

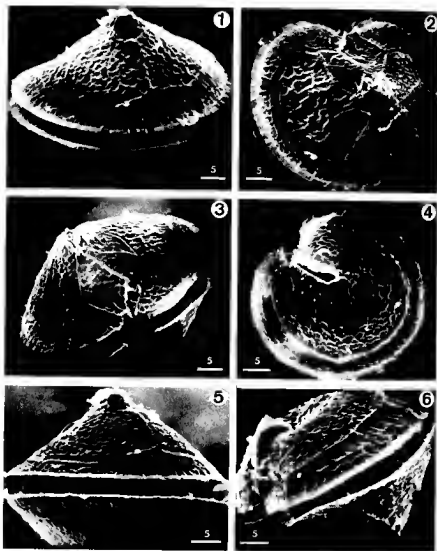


Planche 4

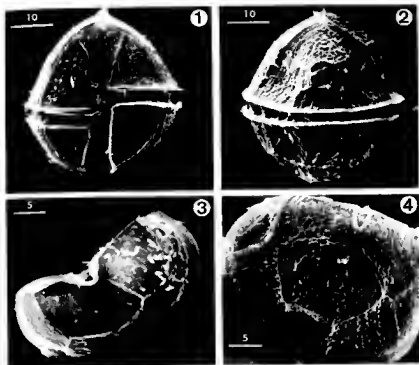


Planche 5

Pl. 1. — Fig. 1 à 4: *Gonyaulax apiculata* (Pénard) Entz fil. 1: vue de face; 2: vue dorsale; 3: vue antapicale de l'hypothèque; 4: vue apicale de l'épithèque. Fig. 5 et 6: *Diplopsalis acuta* (Apstein) Entz fil. 5: vue de face; 6: vue antapicale de l'hypothèque.

Pl. 2. — Fig. 1 et 3: *Diplopsalis acuta* (Apstein) Entz fil. 1: vue dorsale de l'épithèque; 3: vue apicale de l'épithèque. — Fig. 2 4 5-6: *Peridiniopsis polonicum* (Wolosz.) Bourrel. 2: vue dorsale; 4: vue antapicale de l'hypothèque; 5: vue apicale de l'épithèque; 6: vue de face.

(Pour les Planches 1 et 2, l'échelle représente 10  $\mu$ m).

Pl. 3. — Fig. 1 à 6: *Gonyaulax apiculata* (Pénard) Entz fil. 1: vue de face, 2: vue apicale de l'épithèque; 3: vue dorsale, 4: vue antapicale de l'hypothèque; 5: détail de la zone apicale de l'épithèque; 6: détail du pore apical de l'épithèque

Pl. 4. — Fig. 1 à 6: *Diplopsalis acuta* (Apstein) Entz fil. 1: vue dorsale de l'épithèque; 2: vue apicale de l'épithèque; 3: vue de face; 4: vue antapicale de l'hypothèque; 5: vue dorsale montrant le sillon cingulaire; 6: vue de l'hypothèque montrant l'expansion aliforme du sillon sulcal.

Pl. 5. — Fig. 1 à 4: *Peridiniopsis polonicum* (Wolosz.) Bourrel. 1: vue de face; 2: vue dorsale, 3: vue antapicale de l'hypothèque, 4: vue apicale de l'épithèque.

(Pour les Planches 3, 4 et 5, les échelles sont données en  $\mu$ m).



FAUNE DE MADAGASCAR  
N° 48

**ECHINODERMES : OPHIURIDES**

G. Cherbonnier, A. Guille

- Etude des différentes espèces de cette classe d'animaux marins, principalement de ceux situés sur le littoral.
- Pour chaque espèce : origine, description, écologie, répartition géographique.

*18,5 × 27,5 – 280 pages – broché*

*75 fig. – 17 pl. phot.*

*ISBN 2-222-02341-6*

**110 F**

DOCUMENTATION GRATUITE SUR SIMPLE DEMANDE

**Editions du CNRS**

15 quai Anatole France. 75700 Paris

## OUVRAGES REÇUS POUR ANALYSE

BALECH, E., 1979 — *Dinoflagelados de la Campaña Oceanografica Argentina, isla Orcadas 06/75. Servicio de Hidrografia naval*, H 655 : 76 p. + 10 pl.

L'auteur présente l'étude systématique des pêches phytoplanctoniques de la Campagne de 1975 dans les îles Orcades. Pour les 22 stations étudiées, il donne la liste complète du plancton : Diatomées, Dinoflagellés, Silicoflagellés et indique l'abondance relative. Une quarantaine de taxons de Dinophycées intéressants, rares ou peu connus font l'objet d'une étude détaillée complétée par une abondante illustration de 219 figures groupées en 10 planches. Il décrit aussi une nov. sp. de *Dinophysis*, 8 nov. sp. de *Protoperidinium* et présente 1 nov. comb. chez *Protoperidinium* et *Diplopetia*, enfin une nov. comb. chez *Dinophysis*.

Travail qui apporte des précisions importantes sur la tabulation des Dinophycées.

P. Bourrelly

BROADY, P.A., 1979 — *The terrestrial algae of Glerardalur, Akureyri, Iceland. Act. Bot. islandica* 5 (1978) : 3-60.

L'auteur étudie par examen direct et par culture les algues du sol de 24 échantillons du Nord de l'Islande.

Il a reconnu 200 taxons et donne des figures et des commentaires systématiques critiques sur 184 taxons.

Les Chlorophycées dominent avec 56 taxons, puis viennent les Cyanophycées 49, les Diatomées 45, enfin les Zygothécées 25 et les Xanthophycées 12. Deux variétés nouvelles appartenant aux genres *Diatoma* et *Fottea* (Ulothricales) sont décrites et figurées. Remarquons que parmi les Desmidiées, les Diatomées et les Eugléniens, nous trouvons de nombreuses espèces d'eau acide et d'eau froide à tendance arctico-alpine.

L'illustration, groupée en 13 planches, est vraiment excellente.

P. Bourrelly

COUTÉ, A., 1979 — *Cyanophycées planctoniques du Bassin de la Seine. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 4e sér. 1, Sect. B, No 4 : 267-283.

CARDINAL, C. 1979 — *Algues planctoniques du Bassin de la Seine (à l'exception des Cyanophycées et des Diatomées). Id.* : 283-327.

Les deux travaux cités se complètent et forment une étude systématique du phytoplancton de la Seine en amont de Paris et portent sur 14 séries de

prélèvements couvrant une année entière, de juillet 1976 à juillet 1977.

Sept prélèvements sont faits sur la Seine de Bar-sur-Seine à Ivry; cinq sur la Marne de Roche-sur-Marne à Saint Maur, et deux sur l'Yonne.

Les Cyanophycées étudiées par COUTÉ groupent 55 taxons répartis entre 12 genres: les *Oscillatoria* sont représentées par 19 espèces, puis viennent les *Lyngbya* (7 esp.), les *Anabaena* (5 esp.), les *Chroococcus* (5 esp.) et les *Microcystis* (5 esp.).

Une nov. var. d'*Oscillatoria exilis* est décrite. Signalons aussi la présence d'*Anabaena bergii* var. *limnetica*, variété connue seulement de Suisse et de France, et de 5 espèces d'*Oscillatoria* connus seulement des régions chaudes et tropicales. Quatre planches illustrent cette note.

Les autres algues planctoniques (sauf les Diatomées) font l'objet de l'étude de CARDINAL où l'auteur signale 154 espèces dont 113 appartiennent aux Chlorophytes (dont 68 Chlorococcales et 24 Desmidiées), 7 aux Xanthophycées, 8 aux Chrysophycées, 7 aux Dinophycées, 17 aux Euglénophycées.

L'auteur signale quelques espèces intéressantes dans les Chlorococcales. Le travail est complété par 11 planches originales.

Avec ces deux notes nous avons une intéressante contribution à la flore algale de la Seine. Espérons qu'elles seront complétées, comme le souhaitent les auteurs, par l'étude des Diatomées et par une étude du phytoplancton dans Paris et à l'aval de la capitale. Une étude quantitative saisonnière, accompagnée des données physico-chimiques serait aussi la bienvenue.

P. Bourrelly

DOP, A.J., 1980 - Benthic Chrysophyceae from the Netherlands. Thèse, Arnhem, 141 p.

Cette thèse de Doctorat, après une introduction qui résume les travaux récents sur les Chrysophycées, HIBBERD, LEEDALE, GAYRAL, BILLARD, présente en cinq chapitres, des notes parues ou à paraître dans *Acta Bot. Neerl.* ou le *Brit. Phycol. J.*

La première (*Acta Bot. Neerl.* 27: 35-60, 1978) est relative à *Chrysochaete brittanica* et *Phaeoplacathallosa*. Les deux genres possèdent des pseudoflagelles gélatineux, un pyrénioïde et ont des zoospores du type chromuloïde. Cependant la cytologie observée en microscopie électronique montre de grandes différences dans les pyrénioïdes et les bases flagellaires. Les deux genres sont de «bons genres».

Le deuxième chapitre, encore non publié, est consacré aux genres *Phaeothamnion*, *Tetrachrysis* (nov. gen.) et *Sphaeridiothrix*. L'étude du matériel sauvage et des cultures montre que les phases palmelloïdes décrites chez *Phaeothamnion* appartiennent à un genre indépendant: *Tetrachrysis* proche de *Sphaeridiothrix* et possède lui aussi des zoospores ochromonadoïdes.

La troisième note, inédite, écrite en collaboration avec KOSTERMAN, Y. et F. van OERS, étudie les cultures de divers clones de Chrysophycées coccoïdes, et palmelloïdes des genres: *Phaeoschizochlamys*, *Tetrachrysis* (nov. sp.) et

*Chrysosphaera* (nov. sp.); *Phaeoschizochlamys mucosa* Lemm. possède des zoïdes du type *Chromulina* (1 flagelle) tandis que *Chrysosphaera botryoïdes* (nov. sp.) a des zoïdes biflagellés de type *Ochromonas*.

La quatrième note sur la position systématique de *Phaeobotrys solitaria* Ettl, a été publiée en 1979 avec la collaboration de F. van OERS (*Acta Bot. Neerl.*, 28: 459-466). Cette espèce coccoïde (voir *Rev. Algol.*, N. S.: 211-214, 1966) abondante en Hollande, est étudiée en microscopie électronique. Les auteurs découvrent la formation de zoospores biflagellées.

Le dernier chapitre, inédit, de DOP et van BEEM se rapporte à ce nouveau genre *Microsphaera*, des eaux douces hollandaises. Il s'agit d'une forme coloniale sphérique groupant jusqu'à 200 cellules pourvues chacune de deux flagelles, l'un de 8µm, l'autre de 1µm et pratiquement inactif. La multiplication se fait par zoospores identiques aux cellules végétatives. Ce genre est proche de *Succochrysis*.

Nous regrettons que l'auteur n'ait pas donné, en quelques pages, une synthèse de ses observations. Mais tel qu'il est, cet ensemble d'études apporte des nouveautés et des précisions pleines d'intérêt sur des genres qui étaient peu ou mal connus, et permet une meilleure compréhension des Chrysophycées benthiques des eaux douces.

P. Bourrelly

FJERDINGSTAD, E., 1979 - *Sulfur Bacteria*. *Amer. Soc. Test. Mater.* : 121 p.

Depuis la monographie classique de BAVENDAMM (1924), il n'existait aucun ouvrage de synthèse sur l'ensemble des Sulfobactéries. Grâce à FJERDINGSTAD cette lacune est heureusement comblée. Après une courte introduction l'auteur donne une monographie complète et moderne des Sulfobactéries. Pour des raisons pratiques il reprend la terminologie de LAUTERBORN et BAVENDAMM et étudie successivement les Chlorobactéries, les Rhodothiobactéries et les Leucothiobactéries.

Pour chaque groupe il donne une clef de détermination générique, puis analyse chaque genre en donnant pour chaque espèce, la description, l'écologie et l'iconographie. Les Chlorobactéries groupent 18 genres, les Rhodothiobactéries 17 genres et les Leucothiobactéries 17 genres.

Une bibliographie de 233 titres, une illustration de 16 planches (d'après ANAGNOSTIDIS, KLAS et SKUJA), un index avec indication des synonymes, complètent ce travail.

Une monographie très précise, très complète qui rendra de grands services à tous ceux qui s'intéressent à la pollution des eaux.

P. Bourrelly

LHOTSKY, O., 1980 - *Bibliographia botanica Cechoslovaca, supplementum 1 - Algologia, 1970-1979*. *Botan. ustav., C.S.A.V. Trebon*, 150 p.

Ce recueil est précédé par une liste des articles bibliographiques se rapportant à l'activité algologique des auteurs tchécoslovaques de 1945 à 1969, puis vien-

nent 1346 références pour la période 1970-1979: elles comportent tous les travaux se rapportant aux auteurs tchèques ou étrangers ayant travaillé sur la Tchécoslovaquie, rangés par ordre alphabétique. Sont indiquées aussi les analyses bibliographiques des travaux tchèques parus dans les diverses revues. Une liste alphabétique permet de retrouver les articles dont les auteurs sont en 2e ou 3e position dans le titre. Enfin le volume s'achève par un classement par matière: taxonomie, morphologie, etc. Un précieux outil de travail dont il faut remercier l'auteur.

P. Bourrelly

PARRA-BARRIENTOS, O.O., 1979 — *Revision der Gattung Pediatrum Meyen (Chlorophyta)*. *Bibl. Phycol.* 48, 1 vol, rel. 185 p. + 55 pl. Cramer éd.

Voici enfin une monographie moderne et très précise sur le genre *Pediatrum*. L'auteur fonde son étude sur l'examen de cultures, d'échantillons formolés et d'échantillons d'herbier. L'utilisation des microscopes électroniques à transmission et à balayage lui permet de donner en 55 planches une illustration remarquable. Pour chaque taxon, nous trouvons à côté de photographies en microscopie photonique, des images en microscopie à balayage qui permettront d'avoir une idée précise de l'ornementation des parois cellulaires.

Les 40 premières pages font la synthèse de nos connaissances sur la cytologie, la morphologie, la variabilité, le cycle vital des *Pediatrum*. Puis l'auteur présente une clef de détermination du genre. Il fonde sa systématique sur les caractères suivants: nombre de processus cellulaires, forme du cénobe, perforations du cénobe, pores, ornementation de la paroi cellulaire. Il donne, avec raison, une grande importance au caractère «sculptures de la paroi cellulaire», caractère d'une parfaite fixité et que le microscope à balayage permet d'étudier avec précision.

L'auteur reconnaît les espèces suivantes: *P. angulosum*, *P. biradiatum* avec deux variétés; *P. boryanum* (6 variétés et 2 fo.), *P. braunii*, *P. duplex* (5 var.), *P. integrum*, *P. kawraiskyi*, *P. marvillensis*, *P. primum*, *P. simplex* (2 var.) et *P. tetras*. A ces 11 espèces il ajoute 3 espèces *P. alternans*, *P. obtusum* et *P. tricuspidatum* qu'il n'a pu étudier faute de matériel.

Pour les espèces retenues il nous indique le type, la synonymie, le matériel étudié: exsiccata, culture, récoltes fixées; enfin la description, la variabilité et les besoins écologiques. Les espèces exclues, les espèces douteuses et les espèces fossiles font l'objet d'une liste (p. 123-125).

Enfin une bibliographie très complète, de 36 pages, précède l'illustration de 55 planches photographiques. Ce travail, en allemand, est précédé d'un sommaire et d'une clef de détermination en langue anglaise.

Au cours de la révision, 2 nov. var. sont décrites, 2 fo. sont élevées au rang de variété. Nous ferons une seule critique à ce beau travail: il manque un index alphabétique des espèces citées.

Les révisions précédentes de BIGEARD (1933) et SULEK (1969) par leurs simplifications excessives n'étaient que peu satisfaisantes. Avec cette mise au point, solidement documentée, je crois que nous possédons enfin, grâce à



PARRA, une excellente monographie du genre *Pediastrum* qui permettra d'étudier les besoins écologiques des divers taxons de cette algue.

P. Bourrelly

PESSON, P., 1980 — **La pollution des eaux continentales, incidence sur les biocénoses aquatiques.** 1 vol., 345 p. Gauthier Villars éd.

Ceci est la 2e édition entièrement revue et augmentée d'un ouvrage collectif présenté par P. PESSON, directeur de la collection: «Formation permanente en écologie et en biologie». Il est composé de 13 chapitres dont voici les titres et les auteurs :

- 1er — LEYNAUD, G. et VERREL, J.L.: modifications du milieu aquatique sous l'influence des pollutions.
- 2e — RIVIERE, J.: les méthodes générales d'épuration des eaux résiduaires.
- 3e — CABRIDENC, R.: la pollution des eaux par les détergents.
- 4e — BOVARD, P.: la pollution des eaux par les matières radio-actives.
- 5e — BARROIN, G.: eutrophisation, pollution nutritielle et restauration des lacs.
- 6e — ANGELL, N.: interactions entre la qualité de l'eau et les éléments de son plancton.
- 7e — LEYNAUD, G. et TROCHERIE, F.: effets toxiques des pollutions sur la faune piscicole.
- 8e — DESCY, J.P.: utilisation des algues benthiques comme indicateurs biologiques de la qualité des eaux courantes.
- 9e — EMPAIN, A., LAMBINON, J., MOUVET, C. et KIRCHMANN, R.: utilisation des Bryophytes aquatiques comme indicateurs biologiques de la qualité des eaux courantes.
- 10e — MERIAUX, J.L. et WATTEZ, J.R.: les végétations aquatiques et sub-aquatiques des eaux stagnantes et courantes du Nord de la France. Relations avec les composants chimiques des eaux.
- 11e — TUFFERY, G.: incidences écologiques de la pollution des eaux courantes. Révélateurs biologiques de la pollution.
- 12e — VERNEAUX, J.: application de la méthode des «indices biotiques» à l'échelle d'un réseau hydrographique: cartographie de la qualité biologique des eaux.
- 13e — VERNEAUX, J.: fondements biologiques et écologiques de l'étude de la qualité des eaux continentales. Principales méthodes biologiques.

Chaque chapitre est suivi par une excellente bibliographie. Ces treize chapitres sont précédés d'une présentation de l'ouvrage par P. PESSON qui, en 9 pages, donne une brève synthèse de l'ouvrage.

L'algologue lira avec plaisir surtout les articles No 2: (importance des algues dans l'autoépuration), No 5: (les algues comme indicateurs de l'état trophique des lacs), No 6: (le phytoplancton des étangs), No 8: (comparaison des indices diatomiques de DESCY et de COSTE), No 13: (importance des Diatomées pour l'établissement d'un indice biotique) (travaux de Coste). La lecture des autres chapitres, relatifs aux biocénoses aquatiques d'animaux et de macrophytes

intéresse aussi les algologues écologistes.

Un livre dense, d'une lecture facile, qui permettra au lecteur d'avoir une vue d'ensemble sur les problèmes pratiques que posent la pollution des eaux continentales,

P. Bourrelly

REITH, A., 1979 — Ein *Batrachospermum* der Sektion *contorta* Skuja aus Kuba. *Kulturpflanze* 27: 265-281.

L'auteur étudie en détail un *Batrachospermum* recueilli dans des ruisseaux montagnards de l'île de Cuba à 760 m d'altitude.

Cette espèce, *B. intortum* Jao, n'était connue que de trois stations chinoises. Elle forme avec *B. procarpum* Skuja, espèce du Brésil, la section *contorta*, caractérisée par le rameau carpogonial tordu en spirale. Un tableau permet de comparer les caractères de ces deux espèces. 8 figures et 2 planches de microphotographies complètent cet intéressant article.

P. Bourrelly

